АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ VOLUME XXV ВЫП. FASC. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1946

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF

ВЫПУСК 4 ТОМ XXV 1946

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

УСЛОВИЯ И ФАКТОРЫ СТАНОВЛЕНИЯ ОРГАНИЗМА ХОЗЯИНОМ ПАРАЗИТА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

(Этюды по эволюционной паразитологии, I)[1]

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

Зоологический институт Академии Наук СССР

Хозяин и свойственный ему паразит являются своего рода биологической системой организмов, обычно очень далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении. Такая система организмов возникает всякий раз заново в онтогенезе образующих ее компонентов. Несомненно, что условия возникновения системы организмов «хозяин и его паразит» зависят от множества причин, связанных с обоими компонентами этой системы как в их настоящем, так и в их эволюционном прошлом; сложность обстоятельств усугубляется тем, что прошлое и настоящее хозяина и его паразита связаны с мощным влиянием внешней среды, которая в свою очередь является изменчивой. При учете всего этого проблема «становления организма хозяином паразита» является весьма многосторонней; естественно, что она требует специального исследования значения факторов, определяющих в каждом отдельном случае онтогенетическое возникновение сдвоенной системы организмов, состоящей из хозяина и связанного с ним паразита.

Организм хозяина часто вмещает в себя несколько видов паразитов, порою в несметном количестве особей, в частности из числа кровепаразитов, кишечных простейших, мелких нематод и других существ.

В качестве иллюстраций количественной стороны дела приведем несколько примеров:

К. Скрябиным обнаружены у дикой утки, убитой под Новочеркасском, 17 видов паразитических червей, всего 251 экземпляр — трематод, цестод, нематод и скребней. Кроме них, эта утка, вероятно, имела также наружных паразитов и кишечных простейших; свыше 25 000 экземпляров Opisthorchis felineus было подсчитано Плотниковым в печени человека; М. Дубинина (неопубликованные данные) находила в толстой кишке черепах Testudo horsfieldi (Таджикистан) до 275 000 оксиурид в одной особи и только в передней части кишки; в период же спячки хозяина количество этих червей падало до 1000 и менее. В рубце жвачных обитает несметное число инфузорий — офриосколецид. В желудке козлят Ю. Полянский и Стрелков (1935) насчитывали до 315 000 их в 1 см³ содержимого. По Шварцу и Мангольду, число этих инфузорий колеблется от 300 000 до 1 000 000 экземпляров в 1 см³ содержимого рубца. На 5 л содержимого желудка быка приходится по весу до 1 кг офриосколецид (Buisson). У двухлетней лошади в Белграде Краузе (1876) нашел 500 аскарид, 190 остриц, несколько миллионов стронгилид, 214 Sclerostomum, 69 Taenia perfoliata, 287 нитчаток и 6 цистицерков.

---

[1] Доклад, прочитанный на юбилейной научной сессии, посвященной XXV-летию Института малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии Академии медицинских наук СССР, 29 марта 1946 г.

Подобные примеры можно множить и множить. Они весьма внушительны, но принципиально не новы, ибо были известны уже основоположникам научной паразитологии (Goeze, Natusius, Bloch и др.) в ее современном понимании.

Для целей предпринимаемого нами рассмотрения количественная сторона дела имеет второстепенное значение; необходимо вскрыть принципиальные закономерности возникновения биологической системы организмов — хозяина и живущего в нем паразита. Поэтому в дальнейшем мы будем употреблять именно эту схематизированную формулу; необходимо помнить, что воплощение ее в природе носит весьма многообразный характер. Чтобы не потонуть в бесчисленности проявлений паразитизма и раскрыть сущность процесса формирования в филогенезе и в онтогенезе систем «хозяин и его паразит», надо выявить наличие возможных предпосылок к образованию таких систем и определить характер и роль действующих при этом факторов.

Все, что касается процесса становления организма хозяином паразита в онтогенезе, может быть и ныне уловлено исследователем; процесс опосредования организма паразитом синхронен настоящему периоду эволюции жизни на земле. Этот процесс в отношении возможности его осуществления в той или другой степени завершает уже пройденные этапы эволюции; эти этапы касаются филогенеза хозяина и его паразита — филогенеза, протекавшего на палеоэкологическом фоне среды уже миновавших геологических эпох. Рассматриваемая сторона проблемы касается частной эволюционной паразитологии; ее разъяснению может крепко помочь выяснение ныне действующих условий и факторов, приводящих к возникновению современных систем — «хозяев и их паразитов».

Попытка рассмотрения этой стороны проблемы предлагается в этой статье.

Видовые соотношения в системах «хозяин и его паразит» колеблются между двумя крайними гранями — от облигатной монофагии паразитов до их полифагии. В первом случае налицо эволюционно сложившаяся однoядность паразита, во втором — яркий образец многоядности паразита, имеющего более или менее широкий круг хозяев. При определении принадлежности паразита к какой-либо из этих категорий видовое разнообразие хозяев учитывается для каждой фазы жизненного цикла паразита отдельно.

Явление однoядности законно рассматривается как результат адаптации паразита к своему единственному хозяину. Процесс приспособления, естественно, требует какой-то протяженности во времени. Эволюционное прошлое однoядных паразитов может быть двояким: а) паразит приспособлялся к своему хозяину во время процесса филогенеза последнего, или же б) сложившийся ранее вид паразита использует появившийся на арене жизни новый вид хозяина и переходит к однoядности в связи с эволюционным видоизменением своих морфо-физиологических признаков на фоне возникновения новых экологических особенностей среды и биоценотических связей слагающихся биоценозов.

Примером паразитов первой категории являются вши человека; очень вероятно, что эволюция цепеня вооруженного шла по второму пути.

Для выявления и анализа принципиальных обстоятельств, с которыми связан процесс становления организма хозяином паразита, необходимо подыскать удобный для эксперимента объект; таковым является вид паразита, имеющего более или менее широкий круг хозяев; на какой-то фазе его жизненного цикла следует выявить потенцию его к использованию совершенно новых для него видов хозяев.

На основании ряда соображений таким «модельным» организмом возьмем плероцеркоидов лентеца широкого, паразитирующих в мышцах

и в других органах многих видов пресноводных рыб (щука, ерш, окунь, налим, форель, сиг, ряпушка, лосось, нериус и др.). Благодаря применению метода прижизненной окраски плероцеркоидов нейтральротом, моим сотрудникам — В. Гнездилову и Ф. Талызину в 1936 г. удалось наглядно доказать способность плероцеркоидов ко вторичной миграции в организме нового хозяина — рыбы, проглотившей другую рыбу, которая была первично заражена плероцеркоидами (например, щука глотает окуня). Плероцеркоиды лентеца широкого, следовательно, могут пассивно «переселяться» из особи одного вида второго промежуточного хозяина в особь другого вида, оставаясь в той же самой фазе жизненного цикла; в таком случае весь жизненный цикл этого лентеца слагается в следующей последовательности:

		Пассивная форма		
яйцо→корацидий в воде →	процеркоид→ В первом промежуточном хозяине (рачки циклопы и диаптомусы)	плероцеркоид. Второй промежуточный хозяин (рыба вида А)	плероцеркоид→ Добавочный промежуточный хозяин (рыба вида Б или другая особь вида А)	половозрелая форма в окончательном хозяине — в медведе, собаке и других животных, а также в человеке

Лентец широкий в фазах своего жизненного цикла, связанных с промежуточными хозяевами, является исключительно водным организмом; это определяется по месту вылупления корацидиев и по среде жительства его хозяев. Другой вид Diphyllobothrium — лентец Менсона — существенно отличается тем, что его плероцеркоиды, описанные сначала под наименованием Sparganum, паразитируют у земноводных (лягушек) и у представителей всех классов наземных позвоночных — змей, птиц и млекопитающих. Плероцеркоиды лентеца Менсона легко переселяются из организма в организм при пожирании одного хозяина другим, если пожирающий организм не является средой для развития половозрелой формы этого паразита. Характерным отличием Sparganum является также способность его активно проникать в тело нового хозяина не только через конъюнктиву или через стенку задней кишки и влагалища, но даже через кожные покровы. Такое проникновение связано, вероятно, с биохимическим и механическим действием Sparganum на ткани своего хозяина, ибо этот плероцеркоид (как и у лентеца широкого) лишен крючьев, стилетов или каких-либо других буравящих органов.

В процессе эволюции лентец Менсона идет дальше лентеца широкого, используя в качестве вторых промежуточных хозяев много различных наземных позвоночных животных и организм человека.

Подчеркнутая способность плероцеркоидов к пассивному переселению из организма в организм выдвигает, при обнаружении их в особи второго промежуточного хозяина, вопрос — какого они происхождения: явились ли они в процессе первичного заражения этого второго промежуточного хозяина или же переселились из одной особи второго хозяина в другую. Возможно наличие у одной и той же особи второго хозяина плероцеркоидов и того и другого происхождения.

Процесс заражения второго промежуточного хозяина плероцеркоидами и характер их развития в обоих случаях их обнаружения различны; развитие плероцеркоида во втором промежуточном хозяине бывает лишь из процеркоида, заглоченного с первым промежуточным хозяином; при «переселении» же плероцеркоида в другую особь второго промежуточного хозяина дело сводится к более или менее

долгому переживанию плероцеркоида в новой для него среде обитания. Описанный процесс якобы бесполого размножения плероцеркоидов в действительности не существует. По нашим наблюдениям, плероцеркоиды могут распадаться на куски, что не имеет ничего общего с размножением. Весьма возможно, что то же бывает и в рыбах; изображенный в работе Teunis Vergeer (1929) плероцеркоид с «глубокими перетяжками», несомненно, находился в состоянии такой фрагментации.

В силу рассмотренного различия путей заражения процесс становления особи вторым промежуточным хозяином лентеца широкого должен изучаться особо, как при заражении от первого промежуточного хозяина, так и при пассивном «переселении» плероцеркоида, когда вмещающая его особь хозяина пожирается другой особью того же или другого вида.

Мною и В. Гнездиловым было опубликовано в 1939 г. экспериментальное исследование над определением потенциальных хозяев плероцеркоидов из числа холоднокровных животных при условии пассивного экспериментального переселения их из рыбы в какого-либо другого хозяина. В качестве таких потенциальных хозяев брались различные виды холоднокровных животных, какие только можно было иметь для опыта. Главное внимание обращалось на тех животных, с которыми рыбы не находятся в алиментарных биоценотических соотношениях. Эти опыты привели к установлению закономерностей, которые применимы для общего решения вопроса о факторах становления организмов хозяевами паразитов.

Я должен в краткой форме напомнить о существе этих наших экспериментов.

Миграция плероцеркоидов, переселенных в новую особь второго промежуточного хозяина, происходит через стенку желудка; это закономерное и специфичное явление, его можно отлично наблюдать даже вне организма человека; если плероцеркоидов ввести в вырезанный желудок лягушки, завязать его с обоих концов и положить в жидкость Тироде, то при комнатной температуре плероцеркоиды выходят к следующему утру из желудка через его стенку. Параллельные опыты с кусками тонкой кишки или с мочевым пузырем лягушки дают отрицательный результат: плероцеркоиды из них не мигрируют.

Первые опыты были поставлены с миногами. Окрашенные плероцеркоиды вводились изогнутой пипеткой в жаберную часть пищеварительного канала. Некоторые экземпляры попадали в желудок. Два паразита были найдены в полости тела миноги, один пробуравил стенку пищеварительного канала, но еще не успел выйти целиком в полость тела; другие начинали внедряться в стенку желудка. Организм миноги подходящ для жизни плероцеркоидов. Почему же миноги не бывают в природе заражены этими паразитами, несмотря на то, что питаются рыбами? Ответ дает способ принятия пищи. Своим круглым ртом минога присасывается к телу рыбы и перетирает его ткани множеством роговых зубов, покрывающих ротовую воронку. Такому перетиранию, может быть, подвергаются и плероцеркоиды, если они имеются в поедаемой миногой рыбе. Следовательно, причиной отрицательного значения могут являться анатомо-физиологические особенности пищеварительного аппарата миноги, при биохимической пригодности ее организма для миграции плероцеркоидов в полость тела.

Впрочем, не исключается возможность случайного проскакивания мелких плероцеркоидов через ротовой аппарат миноги в неповрежденном состоянии. Этим, вероятно, и объясняется нахождение у миног Ладожского озера плероцеркоидов в цистах на стенке кишечника и на почках; обнаруживший это обстоятельство V. Jääskeläinen сам ставит под

вопрос принадлежность рассматриваемых плероцеркоидов к Diphyllobothrium latum, что может быть решено только экспериментом. Петрушевский и Быховская (Павловская) относят их к той же группе, что и плероцеркоидов из колюшки, снетка и ряпушки (тип В «ряпушковый» Bothriocephalus).

Остается также открытым вопрос, не могут ли миноги проглатывать веслоногих рачков с процеркоидами в них. Эта последняя возможность для наших рассуждений не представляет интереса, так как мы рассматриваем судьбу плероцеркоидов, пассивно переселяющихся в организм необычайного для них хозяина. Практически приходится считать миног свободными от плероцеркоидов лентеца широкого, что и оправдывает постановку наших с ними опытов.

Хозяевами плероцеркоидов бывают некоторые виды пресноводных рыб. Берем для опыта рыб такого вида, в которых не были находимы плероцеркоиды, например, карпов. Окрашенные и введенные per os, плероцеркоиды давали в половине случаев явную миграцию в брюшную полость и в мышцы карпа. Ротовой и пищеварительный аппарат карпа в анатомо-физиологическом отношениях пригодны для прохождения плероцеркоидов; биохимизм организма этой рыбы также приемлем для миграции в нем плероцеркоидов. Однако карп не проглатывает рыб и в том числе зараженных плероцеркоидами. Основной действующей причиной барьерного характера является отсутствие алиментарных или пищевых биоценотических связей карпа и рыб того же водоема. Но карп может пожирать икру рыб; с нею могут выходить наружу и плероцеркоиды, осевшие в яичниках. Конечный результат заражения карпа в таких случаях зависит от сохранения жизнедеятельности плероцеркоидов в водоеме среди развивающихся икринок. Вероятие заражения рыбы таким путем гораздо меньшее, чем проглатывание целой рыбы с плероцеркоидами в ней.

Сходные явления миграции наблюдались и в опытах с лягушками. Из желудка Rana temporaria мигрировало до 40% введенных плероцеркоидов, которые оседали в брыжжейке, в яичнике, яйцеводе, в лимфатическом мешке, в мышцах различных мест тела вплоть до мышц бедра. Удобство экспериментирования с лягушкой позволило определить длительность жизни плероцеркоида в новом для него хозяине; в наших опытах этот срок достигал 204 дней, что не является пределом.

Подвижность и жизненность паразитов не всегда говорят за то, что они обладают инвазирующей способностью. Напомню, что яйца аскарид, лежавшие около 5 лет в растворе формалина и имевшие под оболочкой живых и подвижных личинок, не вскрываются в желудке подопытного животного и остаются для него незаразительными. Дело в химическом изменении оболочек яиц, не поддающихся переваривающему действию желудочного сока. Бывает, что и сам паразит при полной подвижности и сохранении внешнего вида теряет способность к размножению; так бывает с некоторыми трипанозомами. Очевидно, необходимы прямые доказательства сохранения инвазионности плероцеркоидов, столь долго живущих в необычной для них среде обитания, как мышцы лягушки. Для решения этого вопроса из лягушки были извлечены три активно подвижных и нормальных по виду плероцеркоида 1—1,5 см длиной. Они были проглочены Гнездиловым. Через 18 дней в faeces появились яйца лентеца широкого, а через 124 дня после самозаражения были изгнаны три лентеца, длина стробилы которых достигала 12, 3 и 1,5 м. Плероцеркоиды из потенциального промежуточного хозяина — лягушки обладали, следовательно, полной суммой жизненных свойств, что увеличивало значение наших опытов.

Положительные результаты были получены также в опытах с зеленой лягушкой и с жерлянкой Дальнего Востока (Bombina orientalis).

Почему же бесхвостые земноводные не являются в природе вторыми промежуточными хозяевами лентеца широкого? Биохимизм их организма вполне благоприятен для миграции и продолжительной жизни плероцеркоидов в условиях их пассивного переселения, но ротовой аппарат их по своей структуре мало приспособлен к питанию рыбой, и последняя обычно не входит в пищевой рацион лягушек и жерлянок.

Решающим моментом в данном случае является отсутствие пищевых биоценотических связей между Anura и рыбами, естественно являющимися хозяевами плероцеркоидов лентеца широкого. Не исключается, впрочем, возможность редкого случайного нахождения плероцеркоидов в зеленой лягушке, которая может иногда проглатывать мальков рыб [1]. Но возникает ряд новых условий, которые влияют на возможность становления зеленой лягушки хозяином плероцеркоидов лентеца широкого, а именно: необходимо проглотить рыбу, зараженную этими паразитами в достаточном количестве. Чем моложе рыба, тем меньше она может иметь плероцеркоидов. Например, по данным Петрушевского и Павловской, у 114 ершей, взятых из четырех озер Карелии и достигавших 63—163 мм длины, был найден всего только один плероцеркоид. У сотни снетков длиною от 75 до 120 мм ими же было обнаружено в среднем всего по 0,06 плероцеркоида на одну рыбу (1933). В других же местах и в иных экологических условиях зараженность тех же ершей бывает большой. У ершей ленинградского рынка можно видеть их просвечивающими через кожу. Вообще говоря, плероцеркоиды лентеца широкого начинают встречаться у окуней и у щук в 6 см длины.

Количественный фактор зараженности поедаемой рыбы имеет большое значение, ибо далеко не все проглоченные плероцеркоиды проделывают «переселенческую» миграцию в новом для них хозяине. В опытах Гнездилова и Талызина (1936) количество обнаруженных в новом хозяине плероцеркоидов обычно бывало меньшим, чем количество введенных в желудок,— например 3 из 10, 8 из 18, 112 из 190 и т. д. Следовательно, имеется еще и ряд дополнительных обстоятельств, влияющих на становление особи хозяином плероцеркоидов даже при наличии основных благоприятных к тому предпосылок.

Дальнейшие наши опыты ставились с сухопутными животными, именно с пресмыкающимися: зелеными ящерицами (Lacerta viridis), с ящерицей обыкновенной (L. agilis), веретеницей (Anguis fragilis), гекконами Туркмении (Gymnodactylus caspius), с речной черепахой, с степной черепахой (Testudo horsfieldi), гадюкой обыкновенной (Vipera berus) и гадюкой степной (Vipera renardi).

Миграция в той или другой степени ее завершенности наблюдалась не у всех особей подопытных животных. Это обстоятельство не имеет принципиального значения, так как не все плероцеркоиды мигрируют и в своих естественных хозяевах.

Вот результаты наших опытов:

У ящериц мигрировала часть введенных плероцеркоидов; одни из них были обнаружены в брюшной полости, другие — в толще стенки пищевода желудка и в начальной части тонких кишек; но наблюдалось и транзитное прохождение плероцеркоидов по кишечнику вплоть до клоаки у экземпляров обыкновенной ящерицы, в которых не происходило миграции плероцеркоидов в полость тела; положительные результаты были получены в пяти опытах из двенадцати.

Полная миграция плероцеркоидов наблюдалась и у части гекконов

[1] Это же является обычным свойством Rana ridibunda, которая ест мальков любых рыб в определенном периоде своей жизни; Rana temporaria лишь случайно пожирает мальков рыб.

вплоть до начала вбуравливания паразитов в мышцы. У веретеницы установлено начало миграции плероцеркоидов (был лишь один подопытный экземпляр), но отмечена резкая патологическая реакция в виде явной гиперемии вокруг плероцеркоидов, наполовину зарывшихся в стенку кишечника. Из 11 ужей частичная и полная миграция их была наблюдаема у двух экземпляров; у степной гадюки 16 из 20 введенных плероцеркоидов осели в париетальной мускулатуре, а у гадюки обыкновенной опыты были прерваны во время незаконченного еще прохождения плероцеркоидов через стенку тонких кишек.

Суть рассмотренных опытов одна: все виды подопытных рептилий являются потенциальными хозяевами плероцеркоидов, но опосредованию в качестве хозяев этих рептилий плероцеркоидами мешает отсутствие в природе пищевых биоценотических связей и техническая невозможность питания рыбой в силу соотношений размеров тела и структурных особенностей пищеварительного аппарата. Не исключается возможность нахождения плероцеркоидов у ужей, которые пожирают лягушек, а иногда случайно и рыб. Один вид ужа — Natrix tesselata в Таджикистане, в Севане, в Каспии исключительно питается рыбой в местах, где нет лягушек.

Два опыта с черепахами дали различные результаты.

Из 60 плероцеркоидов ни один не мигрировал в организме десятилетней речной черепахи; у нее отмечена была хрящеватая плотность стенки желудка. У годовалой же степной черепахи миграция была, причем одни плероцеркоиды прошли в брюшную полость, а другие осумковались в стенке желудка и кишечника.

Бросающееся в глаза различие этих двух опытов едва ли зависит от того, что взяты два вида черепах; дело объясняется возрастными изменениями стенки желудка: в силу своей хрящеватой консистенции у старых черепах она физически непроницаема для плероцеркоидов, последние успешно преодолевают стенку пищеварительного канала у годовалой, т. е. молодой черепахи.

Черепаха степная в молодом возрасте также может быть причислена к потенциальным хозяевам плероцеркоидов; на деле же она не бывает заражена ими потому, что питается растительной пищей (выпадение пищевых биоценотических связей) и, кроме того, имеет ротовой аппарат, не приспособленный для проглатывания рыб целиком. Биохимизм же организма черепахи терпим для плероцеркоидов, которые могут проделывать в нем миграцию.

Из всех этих данных можно заключить, как общее положение, что круг *потенциальных хозяев* многоядных паразитов гораздо обширнее видового разнообразия *фактических хозяев* этих паразитов, встречающихся в естественных условиях.

Для того, чтобы данная особь могла стать хозяином данного паразита, необходимо наличие следующих условий:

первое — такое строение и функции организма, при которых возможно его инвазирование, т. е. проникновение вирулентного паразита в неповрежденном состоянии в организм;

второе — такой характер биохимизма опосредуемого паразитом организма, при котором возможно не только переживание паразита в новой для него среде обитания, но и дальнейшее прохождение жизненного цикла.

Все эти особенности структурного, физиологического и биохимического характера мы характеризуем как *факторы, предрасполагающие организм к заражению его рассматриваемыми паразитами.*

Из наших опытов с потенциальными хозяевами такого многоядного паразита, как плероцеркоид лентеца широкого, явствует, что наличие факторов, предрасполагающих к заражению паразитом, не обязательно должно иметь эволюционное происхождение для каждого вида потенциального хозяина и освояющего его паразита, *взятых вместе*. Оно может явиться случайным благоприятным совпадением раздельных путей эволюции потенциального хозяина и опосредующего его паразита.

В самом деле, почему биохимизм организма молодой черепахи, геккона, гадюки, жерлянки и других холоднокровных и внутренние особенности строения пищеварительного аппарата их вполне благоприятны для миграции и жизни плероцеркоидов лентеца широкого? Ведь в своем филогенезе он едва ли проходил стадии жизненного цикла в каких-либо сухопутных рептилиях; лентец же Менсона в своей эволюции пошел гораздо дальше, используя в качестве вторых промежуточных хозяев не только пресмыкающихся, но также птиц и даже организм человека.

Очевидно, потенция использования плероцеркоидами лентеца широкого среды обитания в форме второго промежуточного хозяина гораздо шире существующего в действительности круга хозяев; следовательно, можно считать, что лентец широкий носит в себе некоторые скрытые возможности, которые пышно развились в филогенезе лентеца Менсона.

Продолжая нить основных рассуждений, мы должны признать, что одних предполагающих факторов недостаточно, чтобы данная особь стала хозяином паразита.

Необходимо второе: обеспечение проникновения вирулентного паразита в пищеварительный канал организма, анатомические, физиологические и биохимические особенности которого делают его потенциальным хозяином изучаемого паразита. Другими словами, необходимо установление биоценотических связей алиментарного (пищевого) характера между потенциальным хозяином и естественными промежуточными хозяевами паразита или иными источниками инвазии.

Следовательно, наряду с предрасполагающими факторами, необходимо действие факторов, определяющих возможность становления особи хозяином рассматриваемого паразита.

Эволюция организмов и их жизненных соотношений протекает на фоне внешней среды со всей совокупностью действия ее многочисленных и разнообразных факторов. Невозможно рассматривать здесь все их многообразие. Поэтому ограничимся немногими, но доказательными примерами.

Одним из важнейших факторов внешней среды является температура.

В наших, уже упомянутых, опытах и в гекконах и в ящерицах происходила миграция плероцеркоидов, если подопытные животные находились при комнатной температуре. Параллельно были поставлены опыты с введением живых плероцеркоидов в желудок гекконам и ящерицам с последующим содержанием этих рептилий в термостате при 37° С. Ни в одном из девяти опытов миграции плероцеркоидов не происходило. Следовательно, при наличии предрасполагающих факторов и экспериментально создаваемых факторов, определяющих возможность инвазии, окончательный результат зависит от третьих факторов, осуществляющих эту возможность. Такими факторами, осуществляющими становление организма хозяином паразита, являются воздествия внешней среды. В рассмотренном случае

действующим агентом служит температура. Характер ее влияния может быть весьма разнообразным.

В качестве других примеров влияния температуры на эндопаразита через организм хозяина можно вспомнить про активизацию вируса японского энцефалита в комарах-переносчиках при температуре выше 20° С; про невозможность передачи Phlebotomus papatasii вируса лихорадки папатачи при температуре ниже 26° С; про подавление процесса копуляции малярийного плазмодия в желудке самки анофелес при низкой температуре и др.

Рассмотрим в связи с этим еще один яркий пример обратного влияния температуры на течение инвазирования, который мы заимствуем из работы болгарского ученого К. Матова из клиники Ветеринарно-медицинского университета в Софии (1944). Автор поставил задачей выяснить возможность развития трихинелл в организме холоднокровных. Trichinella spiralis, как известно, имеет большой круг хозяев. Едва ли есть какое-либо млекопитающее, которое не могло бы быть заражено этим паразитом. Августин и Матов показали возможность развития трихинелл у цыплят и у голубей. Таким образом, отпадает мнение об естественном иммунитете птиц к трихинеллозу. Остаются холоднокровные. Матов поставил ряд опытов с нормальным заражением жаб трихинеллами. При содержании жаб при 18—20° и 22—25° не развивалось ни кишечных, ни мускульных трихинелл; капсулы их все же вскрывались, однако личинки выбрасывались с испражнениями жаб. При содержании последних при 31° С трихинеллы развивались из личинок в самцов и самок; однако матка самок была пуста, а в семенном пузырьке самца имелись живчики. Оплодотворение, очевидно, не могло произойти.

При аналогичном заражении саламандры и при содержании ее в теплом террариуме при постоянной температуре 35° С развивались вполне сформированные самцы и самки трихинелл; в опыте же при 37° С дело доходило до развития мускульных трихинелл до 250—300 микронов длиной.

Наибольший эффект наблюдался при прямом внутримышечном введении беременных самок Trichinella spiralis саламандре; в ее организме мышечные формы развивались полностью вплоть до приобретения инвазирующей способности.

То, что холоднокровные не становятся хозяевами Tr. spiralis, в условиях обычных опытов зависит не от их иммунитета к этому паразиту, как это обычно признают, а от влияния температурного фактора внешней среды. В естественных условиях холоднокровные свободны от трихинелл вследствие отсутствия биоценотических пищевых связей с донорами этого паразита (выпадение питания трихинеллёзными животными) и благодаря низкой температуре своего тела; температура же внешней среды не может в обычных условиях поднять температуру тела амфибий до требуемой трихинеллами высоты и продолжительности срока (выпадение факторов, осуществляющих инвазию).

Если температура внешней среды косвенно влияет на эндопаразита через организм его холоднокровного хозяина, то тем более разнообразится действие ее на наружных паразитов, тесно связанных со своим хозяином. Температура среды определяет интенсивность переваривания принятой крови и, следовательно, частоту кровососания, например, у вшей; она же влияет на энергию процессов обмена веществ, что в свою очередь определяет продолжительность голодания паразита. Температура определяет возможность самого кровососания и его продолжительность. Вот пример из нашей лаборатории: клещи-переносчики клещевого возвратного тифа — Ornithodorus papillipes — обычно сосут кровь 20—30 минут, а при температуре 5° С кровососание затягивается на срок более часа, что, впрочем, не мешает передаче ими спирохет и заражению морской свинки (наблюдение А. Н. Скрынник). Равнодей-

ствующая температур тела хозяина и воздуха в слое придатков его покровов (шерсть, волосы, перья, пух) определяет локализацию некоторых эктопаразитов на теле хозяина. Интересные, еще не опубликованные, наблюдения сообщает В. Дубинин над локализацией перьевых клещей (Analgesidae) птиц. Во время насиживания яиц серой вороной под ее крыльями температура поднимается до 38—42° С против 28—36° С у свободных самок, содержимых в вольере. В связи с этим перьевые клещи Gabucinia delibata сидят у подвижных самок в средней и нижней частях опахал 1—10-го маховых перьев; у насиживающих самок клещи расползаются по всем 17 маховым перьям и даже переходят на зерхние кроющие перья крыла.

Еще больший эффект оказывает понижение температуры. В. Дубинин содержал серых цапель (Ardea cinerea) в леднике при 0—2° С выше нуля. Уже через 2 часа все клещи Pterolichus ardeae уходили в глубь оперения. Появлялись дейтонимфы, которые мигрировали под кожу цапли, что в естественных условиях наблюдается лишь осенью перед отлетом птиц на юг.

Произведенное нами расчленение влияния триады факторов на процесс становления организма хозяином паразита сделано в целях анализа их значения, но действуют они в своей совокупности по месту и времени.

Определенные нами градации этих «факторов становления» позволяют дифференцированно подойти к выявлению характера процессов эволюции, приводящих к возможности образования биологической системы — «организм хозяина и его паразит». Обычное объяснение этого процесса сводится к признанию развития адаптаций паразита к своему хозяину в процессе естественного отбора.

Однако понятие «адаптация» применяется часто огульно и распространяется на явления, которые по существу своему не могут быть признаны за исторически сложившиеся приспособления к данной среде обитания. Процесс адаптациогенеза требует для своего оформления и закрепления более или менее длительного времени. В литературе же, особенно в медицинской, адаптациями считаются обстоятельства даже одномоментного характера; например, вводится какой-либо микроорганизм в тело подопытного животного, которому этот микроорганизм не свойственен. Микроорганизм выживает и размножается в новой для него среде обитания, которой является особь лабораторного животного. Тут же говорят об адаптации микроорганизма к новому для него макроорганизму. По аналогии с таким методом рассуждения можно было бы утверждать, что в наших опытах плероцеркоиды адаптируют к организму лягушки, жерлянки, ящерицы, геккона, змеи и молодой черепахи. На деле же это вовсе не так.

Создавая искусственно пищевые связи впрыскиванием плероцеркоидов в желудок несвойственного ему хозяина, мы вводим их в новую среду обитания, которая, сразу же оказывается для них «приемлемой», в силу ее благоприятных биохимических свойств. Эти внутренние свойства потенциальных хозяев плероцеркоидов возникли по ходу эволюции самих хозяев (например, геккона, змеи, ящерицы), которая шла в независимости от эволюции лентеца широкого; и если плероцеркоид при первом же введении его в новый для него организм благополучно мигрирует и приживается внутри его тела, то это зависит не от исторически сложившегося приспособления плероцеркоида к геккону, а от случайного благоприятствования биохимизма геккона приживанию в нем несвойственного ему паразита. Поэтому есть все основания утверждать, что некоторые животные от природы могут быть «предрасположены» к заражению

паразитами, с которыми они едва ли имели какие-либо встречи в процессе своего филогенеза; но для фактического становления особей таких животных хозяевами паразита, к которому они имеют некоторое «предрасположение», нехватает *совокупного действия остальных факторов ведущей их триады.*

Применением понятия «случайное совпадение свойств» смущаться не приходится, ибо действительно бывают знаменательные тому примеры. Хотя этот вопрос как специальная тема изучен очень мало, все же есть интересные тому примеры. У некоторых тлей, которые питаются растительными соками, имеются гемолизины; вероятно, они имеют какое-то физиологическое значение в организме тли, но отнюдь не соответствующее их способности растворять эритроциты крови. Такая особенность является примером чистейшего случайного совпадения свойства. Если бы в порядке «чудесной мутации» тля завтра превратилось в кровососущее насекомое, то наличие в ее организме гемолизинов, конечно, легко могло бы быть принято за результат сложившейся в процессе естественного отбора взаимной приспособленности обоих организмов, составляющих биологическую систему «хозяин и его паразит».

Очевидно, что к понятию «приспособление» следует подходить более дифференцированно, избегая шаблона и вникая по возможности в его сущность в каждом частном случае.

Эволюция системы «хозяин и его паразит» в разных случаях идет по различным путям. При более тесной связи филогенеза обоих компонентов системы при действии всей триады «факторов становления» можно ожидать формирования одноядных паразитов, в каковом процессе явления адаптации (адаптациогенез) развертываются в собственном своем смысле.

В других случаях процесс эволюции системы «хозяин и его паразит» идет укороченно. Это может быть тогда, когда процесс становления организма хозяином паразитов развертывается на почве уже ранее и независимо возникших особенностей, частично предрасполагающих к процессу становления; но требуется дополнительное включение действия недостающих факторов триады; например, при наличии анатомо-физиологических особенностей предрасполагающего характера и при благоприятных свойствах внешней среды необходимо возникновение пищевых биоценотических связей между потенциальным хозяином и источником инвазии. Возможны и другие пути укороченной эволюции системы «хозяин и его паразит».

Одна и та же морфологическая основа может вести к возникновению различных функциональных особенностей. Так, ротовые органы маллофаг (пухоеды) и вшей развиваются из общей эмбриональной морфологической основы, но окончательное формирование их резко различное — грызущие ротовые органы маллофаг и колюще-сосущий ротовой аппарат вшей. Однако в грызущих ротовых органах и в оснащении мускулатурой головной части пищеварительного тракта маллофаг уже заложена способность питания кровью. Кровь бывала обнаруживаема в желудке, например, у Menopon gallinae, различных видов Myrsidea, Trinoton querquedulae, Goniodes tetraonis и даже у власоеда собачьего и у многих других видов маллофаг. Главной же пищей их является роговое вещество пуха, волосы и шерсть. Однако некоторые виды маллофаг, сохраняя грызущие ротовые органы, перешли к преимущественному питанию кровью — таковы виды родов Ricinus, Menacanthus и Tetropthalmus titan, адаптировавший к обитанию в глоточном мешке пеликана. В то же время принимающие кровь маллофаги не являются, конечно, сами предками вшей, с которыми возникли они от одного общего корня. Явления предрасположения

организма к становлению его хозяином паразита можно было бы рассматривать с точки зрения теории преадаптации. Однако последняя в качестве теории, пытающейся выяснить происхождение органической целесообразности, совершенно несостоятельна, как это убедительно показал И. Шмальгаузен («Организм как целое»). Единственно удовлетворительное объяснение органической целесообразности дает только дарвинизм. Вместе с тем должен быть отброшен и самый термин «преадаптация», поскольку с ним неразрывно связывается представление о теории преадаптации. Поэтому мы останавливаемся на понятии случайных благоприятных совмещений признаков и особенностей, филогенетически развившихся совершенно независимо у разных организмов; но в процессе дальнейшей эволюции при благоприятных для того условиях эти случайно благоприятные признаки и соотношения становятся исходной базой для естественного отбора. При этом создаются и закрепляются новые особенности и связи, приводящие к возникновению в рассмотренных нами направлениях биологических систем — «хозяева и их паразиты». Эти системы организмов слагаются и существуют на фоне эволюционно-изменяющихся особенностей внешней среды в конкретном их оформлении.

Все изложенные рассуждения касаются постановки вопроса в его наиболее простой форме рассмотрения условий становления организма хозяином паразита одного какого-либо вида. Эту формулировку следует понимать буквально. Но в природе часто каждая особь, могущая стать в своем онтогенезе хозяином паразита, бывает заселена обитателями самого разнообразного систематического положения. В ее кишечнике, например, могут уже быть паразитические черви других видов, различные простейшие и некоторая микрофлора; налицо существование паразитоценоза, каковым именем автором было предложено называть всю совокупность существ, населяющих организм или какую-либо часть особи хозяина. О части организма хозяина приходится говорить потому, что в ней сочлены ее паразитоценоза могут оказывать непосредственное влияние как друг на друга, так и на организм хозяина, изменяя в каждом конкретном случае некоторые физиологические его состояния. Такие изменения могут повести, например, к незаражаемости данной особи, населенной в данное время организмами *a, b, c, d, e,* паразитом вида *n*, несмотря на полноту действия факторов, предрасполагающих, определяющих и осуществляющих инвазию. Очевидно, понятие «факторы, осуществляющие» становление особи хозяином паразита, подлежат в дальнейшем более детальному расчленению.

В нашей концепции принято в расчет прямое или косвенное влияние факторов внешней среды на нерезистентный организм в процессе его становления хозяином паразита данного типа. В практике жизни едва ли бывают абсолютно стерильными особи организмов вообще и во время процесса становления своего хозяином паразита. Следовательно, при оценке конечных результатов этого процесса должно учитывать, кроме значения основной триады разобранных нами «факторов становления», также и возможные антагонистические действия или коакцию сочленов паразитоценоза данной особи хозяина в данное время. Это большой, сложный и мало изученный вопрос. В этой статье он лишь отмечается, но не рассматривается в своих деталях, что будет сделано позднее. Тем не менее привести два-три пояснительных примера следует.

Дизентерийная амеба в кишечнике всегда встречается совместно с

различными бактериями и с другими микроорганизмами. В зависимости от видовых комбинаций бактерии могут оказывать влияние на эксцистирование, размножение и энцистирование Entamoeba histolytica. Так, инцистированию этих амеб способствует обычный обитатель толстой кишки человека Clostridium perfringens, если его добавить in vitro к культуре амеб с одним-двумя видами других бактерий. Эксцистированию и размножению этих амеб (in vitro) способствуют различные, как кишечные, так и некишечные бактерии [Leptotrix buccalis, Staphylococcus aureus, Salmonella schottmuelleri, Streptococcus fecalis, Str. hemolyticus, Bac. mesentericus, Actinomyces muris и другие (Chinn, Jacobs, Reardon, Rees)]. Несомненно, что некоторые взаимные влияния микрофлоры кишечника и дизентерийной амебы друг на друга имеют место и in vivo, т. е. в самом организме человека. В этих взаимовлияниях в известной мере скрыта причина, почему в одних случаях имеется налицо паразитоносительство дизентерийной амебы, а в других случаях — развитие амебной дизентерии.

Поучительные примеры почерпаем также из области паразитологии животных. Пресноводные рыбы, зараженные веслоногими рачками, не поражаются глохидиями, а наоборот; налицо как бы антагонизм этих паразитов по отношению друг к другу (Wilson, 1916).

Mixidium lieberkühni, обычно поголовно заражающий щук и поселяющийся в их мочевом пузыре, отсутствует в тех экземплярах щук, в мочевом пузыре которых находится сосальщик Phyllodistomum (Петрушевский).

При заселении полостей стволов перьев птиц клещом Syringophilus (сем. Cheyletidae) в них никогда не встречаются перьевые клещи родов Syringobia и др. (Trouessart, В. Дубинин). Причина в том, что хищные клещи сем. Cheyletidae просто поедают других перьевых клещей. Приведенные же выше примеры имеют более сложный смысл, ибо антагонизм различных видов паразитов проявляется через какое-то влияние их на организм хозяина. Все это заслуживает особого изучения.

Возвращаясь к основной теме нашего рассуждения, естественно поставить на очередь вопрос о времени исторического возникновения биологических систем «хозяин и его паразит». Вопрос этот весьма многосложен. Появление паразитизма, как одной из форм симбиоза, чуть моложе возникновения первых живых организмов на земле. Поэтому ограничимся лишь некоторыми соображениями применительно к человеку и к некоторым наружным паразитам из огромного мира насекомых.

Когда возникли паразитарные и трансмиссивные болезни человека? Являются ли некоторые из них «извечными» и перешедшими на человека после становления его новым видом организма или же человек приобрел их «персонально» в процессе эволюции? Очевидно, было и то и другое. Наличие зоонозов и трансмиссивных и паразитарных болезней с природной очаговостью относится к первой категории болезней, тогда как чисто урбанистические болезни являются, видимо, по крайней мере в некоторой их части, приобретением самого человека в процессе развития различных форм его культуры.

Для определения «хронологического возраста» болезней человека особую ценность представляют прямые материалы. Они весьма скудны, что, впрочем, нисколько не умаляет значения имеющегося.

Особый интерес в отношении давности паразитарных болезней человека приобретает случайная и весьма редкая возможность непосредственного исследования тела или остатков людей, умерших тысячи лет тому назад, что относится уже к области намечающейся отрасли паразитологии — палеопаразитологии.

Достоверными, наиболее древними находками является (Moodie) уже давно опубликованное обнаружение обызвествленных яиц бильгарции

Schistosomum haemotobium в почках мумии XX династии фараонов Египта (1200—1090 до н. э.). О глистных болезнях упоминается в папирусе Эберса (Ebers) и в вавилонско-ассирийских клинописных таблицах.

Случай гидроцефалуса обнаружен в Египте римского периода (Derry, 1913). Древних перувианцев поражала ныне существующая Verruga peruviana. В доколумбовой Америке, за многие сотни лет, существовал лейшманиоз формы Uta; эта болезнь была настолько распространена, что отразилась на производственном творчестве народа: известно много образцов посуды того времени, изображающей больных Uta с отрезанной верхней губой, что являлось методом хирургического лечения. Такое же давнее происхождение в Перу имеет болезнь гунду, ныне связанная главным образом с Африкой. Замечателен один древний перувианский сосуд для воды, изображающий человека, выковыривающего песчаных блох (Tunga penetrans) из стопы.

Новые доказательства древности человеческих паразитов дает исследование содержимого пищеварительного канала двух трупов — «девочки из Дребница» и «мужчины из Карвандена», найденных в торфяниках б. Восточной Пруссии. В статье 1944 г. Лотар Шидат (Szidat) отметил обнаружение в кишечнике обоих трупов яиц аскариды и власоглава, а в трупе мужчины — яиц тироглифид и взрослой нематоды, вероятно Anguillula terrestris, заглоченной с растительной пищей. Кроме того, были образования, имевшие некоторое сходство с яйцами лентеца широкого. Эти находки датируются ранним ледниковым периодом, что превосходит по давности египетские находки паразитов человека.

Не подлежит сомнению, что большинство кровососущих насекомых появилось в современной их форме до появления людей на земле. В балтийском янтаре была обнаружена блоха Palaeopsylla clebsiana Dampf 1910 г. Она была лишена глаз, что указывало на давний путь ее эволюции. Эта олигоценовая блоха ничем не отличается от ныне живущих блох. Из олигоцена известна также Glossina veterna Cockerell.

По подсчету Howard (1931), более 11 000 известных видов ископаемых насекомых относится к отрядам и родам, которые здравствуют и ныне. В третичных отложениях, т. е. задолго до появления людей, были найдены комары, сходные с родами Culex, Tritaeniorhynchus и Aedes.

Из этих примеров очевидно, что феномен передачи возбудителей трансмиссионных болезней мог возникнуть гораздо ранее появления людей на земле. Бактерии имеют почтенную палеонтологическую древность, состоя в числе первых организмов, появившихся на земле. Бактерии были находимы в копролитах рыб и рептилий, в кусках окаменелых костей, что говорит за давность появления и патогенных видов их. Все это говорит за то, что человек вошел в мир, полный опасностей для его здоровья.

Проникнуть более глубоко в это давно прошедшее время можно не только исследованием случайных палеонтологических или доисторических находок, которые обычно крайне редки и скудны, но и обстоятельным изучением природных очагов трансмиссивных и паразитарных болезней — в отношении их современного состояния, условий их затухания и, наконец, самого генезиса и последующей эволюции, опираясь при этом на весь арсенал фактов палеобиологии, палеопаразитологии, сравнительной паталогии, эпидемиологии, учения о филогенезе животных и человека и, наконец, истории развития культуры у разных народов в разных местах земного шара.

Выдвигаются на очередь *проблемы эволюционной паразитологии*, которые помогут понять и эволюцию многих непаразитарных болезней человека. Мы стали на этот путь работы и полагаем, что он заинтересует своим теоретическим значением и наших соратников в деле развития советской паразитологии, равно как биологов, так и врачей.

CONDITIONS AND FACTORS AFFECTING THE FORMATION OF THE HOST ORGANISM OF A PARASITE IN THE PROCESS OF EVOLUTION

(Sketches of evolutionary parasitology, I)

E. N. PAVLOVSKY, Member of the Academy

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

(1) The host and corresponding parasite represent biological system of different species. Such a system originates every time within the ontogenesis of its components. The conditions of its origin depend upon the development and the present relations of the host and the parasite under the powerfull action of the variable surrounding.

(2) The manysided problem of the process of formation of the host organism requires a special investigation of the rôle of factors influencing in each particular case the origin of the combined system of organisms, namely of the host and of the parasite.

(3) This problem has to be studied along two lines: 1) in the process of the ontogenesis of the host and of the parasite under present conditions and 2) in the process of phylogenesis, which has taken place under paleoecological conditions of the past geological epochs. Thus originates problems of general and special evolutionary parasitology.

(4) Specific host-parasite relations vary between monophagy and polyphagy of parasites. The phenomenon of monophagy represents a case of an extreme adaptation of the parasite to its sole host; the history of such parasites is a double one; in some cases adaptation to its host develops during the phylogenesis of the last one (for instance, the origin of man and the louse parasitism), in other cases a fully developed parasite attacks the new species of the host appearing on its life stage.

(5) Experimental investigations of the parasite fate introduced into abnormal host organisms must play an important rôle in studying the origin of the host organism of a given parasite.

(6) A whole series of experiments with living and stained by neutralrot plerocercoids of Diphyllobothrium latum, introduced in the stomach of the lamprey, of the frog, of Bombina orientalis, Lacerta viridis, L. agilis, Anguis fragilis, Gymnodactylus caspius, Vipera berus, Vipera renardi, have shown that in all this animals the migration of plerocercoids take place inspite of the fact that none of them is a normal host of D. latum. (E. Pavlovsky and V. Gnesdilov).

(7) The animals, just mentioned, are therefore potential hosts of plerocercoids; the absence of the infestation under natural conditions depends upon the fact that these animals cannot eat fishes infected by D. latum (the absence of food biocenotic relations).

Morpho-physiological peculiarities of the organism may have a positive and negative action upon the life of the parasite. For instance the plerocercoids, introduced into the stomach of the adult terrapin, do not migrate due to the solidity of the stomach walls; in the organism of the young turtle such a process goes on normally. Factors of the surrounding may influence the definite fate of the parasite in its potential host: plerocercoids introduced into the stomach of Gymnodactylus migrate very well if the host is kept at room temperature; if the temperature in the thermostate reaches 37° C the migration does not take place.

(8) Three type of conditions determine the process of formation of the host of a virulent parasite:

(a) The structure, function and biochemical properties of the organisms which favour the invasion by parasites (factors which predispose the invasion).

(b) The presence of biocenotic relations creating the penetration of parasites into their future hosts (factors which determine the possibility of the parasitism).

(c) The conditions of the medium not preventing or favouring the surviving of the parasite in its host's organism (factors, creating the invasion).

(9) The existence of peculiarities predisposing the invasion of parasites may occur as a result of random coincidence of evolutionary trends of the potential host and its parasite.

(10) The conception of adaptation must be analized very thouroughly. It may turn out that the apparent adaptation is nothing but a pure coincidence of peculiarities developed independently by the host and parasite before their meeting. These new relations may create a basis for the natural selection taking place in a surrounding which in its turn undergoes evolutionary changes.

(11) The predisposition of the host could be considered perhaps as a case of preadaptation. This theory has no foundations according to a convincing critiques of I. Schmalhausen. Darwinism is the only explanation of the organic adaptation.

(12) There is no doubt that a number of parasites, infection agents and organisms which act as virus transmitters existed in nature before the appearance of the man.

(13) The understanding of the evolution of parasitism can be accomplished not only on a basis of paleonthological and prehistorical data. A detailed analysis of centre of distribution of transmissive and parasitic diseases in regard to their origin, evolution, florishing and decadance can also furnish a lot of valuable information.

(14) Data should be collected in the domain of paleobiology, paleoparasitology, comparative pathology, epidemiology, phylogeny of man and animals, parasitology sensu stricto, ecology and history of civilisation of different nations in different places of the world.

(15) The solution of the problem of evolutionary parasitology will help to understand the evolutionary trends of nonparasitic disease in man. Joint efforts of parasitologists and medical men are highly desirable.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

О ПРИРОДЕ БЛАСТУЛООБРАЗНЫХ ЛИЧИНОК METAZOA

А. А. ЗАХВАТКИН

Институт зоологии Московского государственного университета

I

Особый интерес, представляемый бластулообразными личинками (или, иначе говоря, свободноплавающими жгутиковыми бластулами) низших многоклеточных, определяется рядом их замечательных свойств, главные из которых таковы:

1) Предельно низкий для Metazoa уровень организации. Наиболее примитивные из этих личинок — целобластулы — представляют собой однослойный, замкнутый полый шар или эллипсоид, состоящий из вполне однородных жгутиковых клеток, и не обладают какой-либо гистологической или органологической дифференцировкой. Они олицетворяют собой крайний для Metazoa минимум организации, самое простое выражение многоклеточного состояния вообще. Более сложное строение имеют только амфибластулы, в состав которых входят, помимо жгутиковых клеток их переднего полушария, еще клетки двух или трех других категорий (недифференцированные и, иногда, дедифференцированные «зернистые» клетки и высокоспециализованные сензорные), что уже сближает их с иными, более высокоорганизованными типами мерцательных личинок.

2) Фактическая афагия этих личинок. Сама организация бластул делает их неспособными к какому-либо иному способу питания, кроме осмотического. Это последнее реально имеет место лишь у немногих форм, развивающихся в теле матери (например, у сцифомедузы Chrysaora — Teissier, 1930), а для свободноживущих, пелагических форм вообще не показано; во всяком случае оно не имеет здесь хоть сколько-нибудь ощутимого значения, так как эти личинки, как известно, заметно не увеличивают своей массы. Таким образом, жгутиконосные бластулы не выполняют нормальных для большинства личинок вегетативных функций и являются исключительно расселительной стадией развития.

3) Превращение «зародыша» в свободноплавающую жгутиковую личинку происходит на более ранней, чем обычно, стадии онтогенеза. Эмбриональное развитие этих личинок сводится, по сути дела, к одному только дроблению. Последнее протекает здесь обычно в чисто цитотипических формах и завершается всеобщей (у целобластул) или частичной (у амфибластул) дифференцировкой его конечных продуктов в однотипные жгутиковые клетки. Поэтому в известной мере прав А. А. Заварзин (1945), когда он пишет, что губки (подразумеваются известковые) «в сущности не имеют эмбриологии».

4) То, что тип жгутиковой бластулы не приурочен (в отличие от всех других типов мерцательных личинок) к какой-либо одной — пусть даже и самой высокой — категории естественной системы Metazoa. Будучи характерными для самых примитивных групп губок (известковых) и книдарий, они столь же распространены и у столь далекой от них группы, как иглокожие.

5) Их прославленное и неоспоримое сходство с автотрофными колониальными жгутиковыми семейства Volvocidae, сходство, давшее еще Гёксли (Huxley [15]) повод прозвать эти личинки «животными вольвоксами».

К этим пяти общеизвестным особенностям бластулообразных личинок можно прибавить еще одну, не менее для них характерную, но обычно не принимаемую в расчет: я имею в виду их сходство с удивительными мерцательными «личинками», или «бродяжками», симпластических зеленых водорослей — вошерий (Vaucheriaceae), представляющими собой, как известно, сложные зооспоры, или синзооспоры.

Все эти замечательные особенности жгутиковых бластул Metazoa — и в наибольшей мере их сходство с вольвоцидами — обеспечили им ту исключительную роль, какую они играют в наших филогенетических построениях. На них базировалась классическая гипотеза Геккеля о происхождении многоклеточных от вольвоксообразных предков, ряд ее позднейших вариантов (Гетте, Ланг), а также и аналогичная гипотеза Бальфура. Сходству бластул с вольвоцидами приписывается в этой связи исключительно палингенетический характер; и, как 80 лет тому назад, так и теперь, Volvox еще рисуется многим из нас живой моделью мифического «метазоона», «прототипом гипотетического предка всех Metazoa», «прообразом анцестральной бластеи» и т. д. Равным образом, прохождение стадии бластулы в онтогенезе многих Metazoa до сих пор еще считается наглядным примером рекапитуляции этой, общей им всем, предковой формы.

Недостаточность такого объяснения бластулообразных личинок, однако, столь же очевидна, как стала теперь очевидной и его ничтожная продуктивность. В самом деле, за все 80 лет своего существования эти представления не испытали заметного прогресса и находятся сейчас в сущности на том же самом уровне, на каком они были во времена Геккеля. Поэтому не приходится удивляться, что палингенетическое объяснение бластулы теперь уже мало кого может удовлетворить и в значительной мере уступило свое место ее чисто механистической трактовке. Согласно последней, сходство жгутиковых бластул Metazoa с вольвоцидами «объясняется исключительно одинаковым действием законов поверхностного натяжения на комплекс клеток, не имеющих между собой внутренней связи», так что «это сходство формы не дает нам право делать какие-либо морфологические или филогенетические выводы» и «у нас нет никаких оснований видеть в Volvox форму, отвечающую стадии бластулы» (Иванов, 1937, 1945).

Между тем и это решение вопроса никак не может нас удовлетворить, будучи еще менее приемлемым, чем геккелевское. Дело в том, что за последние десятилетия наши конкретные знания о бластулообразных личинках и, особенно, о вольвоцидах обогатились множеством новых фактов, сближающих эти организмы еще много теснее, чем это можно было полагать даже в эпоху создания и расцвета филогенетических гипотез. Поэтому сейчас не может быть и речи об отрицании реальности и значимости взаимного сходства жгутиковых бластул Metazoa и вольвоцид, и это сходство еще настоятельнее, чем когда-либо, нуждается в объяснении.

Попытка такого объяснения природы бластулообразных личинок и действительного значения их сходства с вольвоцидами, а также и упомянутыми выше синзооспорами Vaucheriaceae составляет предмет настоящей статьи. При работе над нею я пользовался ценными указаниями и советами профессоров В. Н. Беклемишева, В. А. Догеля, Л. А. Зенкевича, Е. С. Смирнова, П. Г. Светлова и ряда других лиц, которым я рад высказать здесь свою самую искреннюю признательность.

II

Главные особенности развития и строения бластулообразных личинок различных Metazoa достаточно общеизвестны, чтобы можно было не останавливаться на них более подробно. Необходимо, однако, отметить некоторые их очень важные черты, выясненные в недавнее лишь время О. Дюбоском и Одеттой Тюзэ (Duboscq et Tuzet [9]), работавшими по развитию известковых губок Sycon и Grantia, и Р. Овасом (Hovasse [13]), изучавшим бластул морского ежа Paracentrotus lividus. Этими работами было впервые детально выяснено строение жгутиковых клеток бластул, остававшееся в сущности неизвестным. Было установлено, что они обладают парабазальным аппаратом, вполне отвечающим по своему строению таковому Zooflagellata и даже некоторым его конкретным типам у Protomonadina и Polymastigina (рис. 1). Ординарный у губок и двойной у морских ежей, он состоит здесь также из двух субстанций — хромофильной и хромофобной и также находится в соединении с базальным зерном жгута. Последнее соединено с центросомой посредством тонкого ризопласта, так что и строение всей кинетиды в целом точнейшим образом отвечает ее строению у жгутиковых. Такое же совпадение обнаруживается и в составе, окрашиваемости и т. д. цитоплазматических компонентов этих клеток, вакуома и хондриома. Иначе, организация жгутиковых клеток бластул совпадает с организацией свободноплавающих одиночных Zooflagellata и притом осмотически, а не анимально питающихся форм, так как у этих клеток нет цитостома, воротничка или других плазматических дифференцировок, связанных с голозойными формами питания. Тем самым объективная сравнимость жгутиковых бластул с объединением моноэнергидных, свободноплавающих зоофлагеллят стала исключительно осязаемой и классическая теория их протозойного происхождения приобрела новое обоснование.

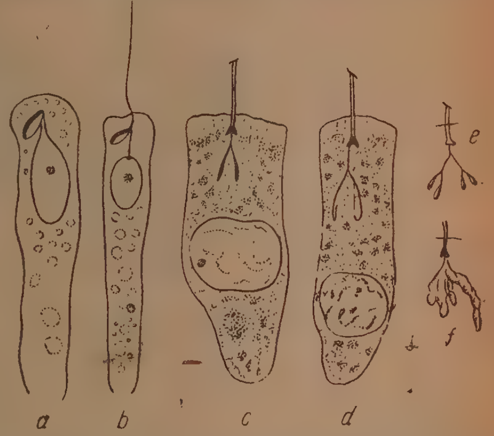


Рис. 1. Строение жгутиковых клеток амфибластул губок Grantia compressa pennigera (*a*) и Sycon raphanus (*d*) (по Дюбоску и Тюзе) и целобластулы морского ежа Paracentrotus lividus (*c—f*) (по Овассу)

Второе важнейшее открытие в этой области заключается в установлении Дюбоском и Тюзэ того факта, что бластулы известковых губок испытывают в своем развитии точно такой же процесс выворачивания, как «колониальные» Volvocales — вольвоциды и эудориниды. Дробление здесь также приводит к образованию стадии стомобластулы — с бластоцелем, открывающимся наружу широким отверстием (фиалопором) на вегетативном полюсе, все клетки которой обращены своими анимальными полюсами (и, соответственно, жгутами) внутрь полости дробления. Превращение этой стадии в амфибластулу происходит путем ее выворачивания наизнанку (рис. 2), в результате которого достигается окончательная ориентировка полюсов амфибластулы в целом и составляющих ее клеток. Таким образом, развитие кремневых губок обнаруживает в этом отношении новые черты сходства с вольвоцидами.

Для облегчения предстоящих сравнений необходимо еще напомнить следующие, не всегда достаточно учитываемые, особенности развития жгутиковых бластул Metazoa:

1) Что дробление у интересующих нас групп характеризуется большим разнообразием своих геометрических форм. Типично радиальным оно бывает, в сущности, только у иглокожих, тогда как у губок его третья борозда ложится меридианально, а у метагенетических медуз дробление обнаруживает многие признаки спирального типа и именно его гомоквадрантных форм.



Рис. 2. Три стадии выворачивания бластулы у Sycon raphanus (по Дюбоску и Тюзэ)

2) Что, повидимому, все свободноживущие бластулы многоклеточных имеют типично эпителиальный, а не бластомерный характер и вполне определенный, в количественном отношении, клеточный состав. Как общее правило, число образующих их клеток отвечает числу потомков 9 или 10 синхронных делений, т. е. оказывается порядка 512—1024 клеток; иногда оно бывает больше (например, у сцифомедузы Pelagia приблизительно 16 000), но, повидимому, меньшим не бывает.

3) Что клетка бластул вообще характеризуется своим минимальным, для вида, размерным классом и, наряду с этим, особо высоким показателем ядерно-плазменного отношения.

4) Что преобразование бластулы в следующую за ней стадию паренхимулы (свободноплавающую у книдарий, сидячую у известковых губок, где она представлена клистолинтусом) происходит путем поклеточной или одновременной дедифференцировки части или всех ее жгутиковых клеток. И лишь после этого, например, при преобразовании паренхимулы в планулу, происходит дальнейшая дифференцировка клеток кинобласта в специализованные — чувствительные, стрекательные и слизистые клетки, имеющая явно региональный и по существу градиентный характер.

О значении этих особенностей я сейчас говорить не буду — оно выяснится из дальнейшего.

III

Переходя теперь к рассмотрению высших вольвоцид, следует сразу отметить, что их организация и развитие стали нам хорошо известны только теперь в результате работ Кушакевича (1918), Дельсмана (Delsman [7]), Жанэ (Janet [16]), Циммермана (Zimmermann [26]), Овасса [13] и др. и что эти данные, к сожалению, еще почти не проникли в эмбриологическую литературу.

Особенно важно отметить следующие весьма примечательные особенности вольвоцид:

1) Несмотря на свою обычно шарообразную форму, ценобии Volvocidae отнюдь не являются многоосными и гомополярными, как это до сих пор еще часто пишут. Они характеризуются, напротив, ярко выраженной одноосностью и гетерополярностью, вполне отвечая в этом отношении бластулам Metazoa. Признаками анимального полюса, всегда обращенного вперед при плавании, являются наличие здесь характерной апикальной розетки или креста и особенности строения образующих его соматических клеток (эргазий): они меньше остальных, обладают более мелкими хроматофорами (содержащими к тому же меньше хлорофилла и потому окрашенными бледнее), соединены между собою меньшим числом (и притом более тонких) протоплазматических мостиков и имеют более крупные глазки (стигмы). По направлению спереди назад, от анимального полюса к вегетативному, эти признаки соматических клеток ценобия очень постепенно сменяются на обратные. Клетки становятся более крупными, имеют более крупные и более интенсивно окрашенные хроматофоры, большее число плазмодесм (к тому же и более мощных), их глазки уменьшаются, а затем и вовсе исчезают. В вегетативном же полушарии располагаются, как известно, и все гонидии, или генеративные клетки ценобия. На заднем, вегетативном полюсе ценобия расположено крестообразное отверстие — фиалопор.

Таким образом, гетерополярность вольвоцид не только весьма определенна, но и выражается в специфически «метазойных» градиентных формах, в формах отчетливого передне-заднего (анимально-вегетативного) градиента специализации его соматических клеток.

Интересно отметить еще, что локализация всех генеративных клеток ценобия в его заднем полушарии придает ему известное конструктивное сходство с амфибластулой (я имею здесь в виду именно амфиполярное распределение двух имеющихся здесь категорий клеток); можно вспомнить, что у некоторых вольвоцид, а именно Pleodorina californica Shaw, этот принцип выражен еще резче, так как здесь все анимальное полушарие состоит из одних только соматических клеток, а вегетативное — только из гонидий.

2) Ценобии вольвоцид характеризуются также ясно выраженной четырехлучевой симметрией вращательного типа. Она проявляется достаточно отчетливым разграничением четырех квадрантов шара, спирально искривленных в направлении часовой стрелки, в крестообразной форме фиалопора и апикальной розетки. В строении последней этот тип симметрии совмещается с правильной двулучевой; при этом одна из плоскостей вращательной двулучевой симметрии определяется тем, что в ней лежит характерная полярная спайка (élément crucial — Жанэ), а вторая — положением разъединяемых ею клеток розетки $a^{111}\dots$ и $c^{111}\dots$.

3) С гистологической точки зрения ценобии высших вольвоцид являются самыми типичными эпителиальными бластулами. Стенки молодых ценобиев, еще не испытавших двоякой дифференциации своих клеток (наступающей только позднее) и еще не выработавших разъединяющий их потом межклеточный студень, представляют собой высокий, вполне изоморфный столбчатый эпителий. Его шестигранные клетки тесно прижаты друг к другу. В дальнейшем они сильно раздвигаются образовавшимся студнем (заполняющим также в виде пирамид всю полость бластулы); соединяющие их протоплазматические мостики вытягиваются, истончаются, а на поздних стадиях иногда обрываются совсем. При этом меняется и форма клеток: образуемый ими эпителий становится сетчатым и почти мостовидным (у Volvox s. str.); оформляются различия между генеративными клетками ценобия и соматиче-

скими; происходит осевая дифференциация последних. Однако стенки ценобия сохраняют свой характер целостного эпителиального пласта, что проявляется не только морфологически (в наличии связующей системы плазмодесм и целостной «нейромоторной» сети фибрилл), но и физиологически — хотя бы в согласованном движении жгутов кинетома.

4) Общее число клеток, входящих в состав ценобия, у высших вольвоцид колеблется в пределах от 512 до 1024, редко до 2048 — у Janetosphaera, но доходит до 16 000 у некоторых Volvox s. str.; оно отвечает, таким образом, числу потомков 9—10, редко до 14 клеточных генераций. Меньше этого оно только у Pleodorina (128) и представителей семейства Eudorinidae, нас сейчас ближе не интересующих. С момента окончания дробления это число уже не меняется, так что еще одним из признаков вольвоцид является постоянное число составляющих их клеток.

5) По своей организации все клетки вольвоцид точнейшим образом отвечают отдельным особям одиночных фитомонадин и, более конкретно, хламидомонад, как это уже давно известно и подтвердилось теперь детальными цитологическими исследованиями Овасса [13]. У молодых ценобиев все клетки практически тождественны друг другу, но впоследствии возникает их эргазо-гонидиальная, а затем и осевая дифференциация. Первая начинается с перехода будущих гонидий в дедифференцированное состояние (что связано с сбрасыванием ими жгутов, округлением цитосомы, резорбцией глазка и т. д.), за которым уже следует их интенсивный рост, ведущий к гипертрофии этих клеток. Что же касается соматических клеток, то они сохраняют в общих чертах свое исходное строение и лишь очень незначительно увеличиваются в размерах — обладая, таким образом, явно пониженной границей роста.

6) Процесс формирования ценобия нельзя назвать иначе, чем дроблением. Он осуществляется, как известно, посредством ряда повторных, сближенных во времени, синхронных и вполне равномерных делений гипертрофированной партеногонидии (при бесполом размножении) или зиготы. Эти деления не прерываются дифференцировкой и ростом их продуктов в интеркинезах, что ведет к прогрессивному мельчанию клеток при сохранении ими в течение всего этого процесса характера недифференцированных, пассивных бластомер, лишенных жгутикового аппарата и других соматических элементов. Эти последние вырабатываются лишь заключительной клеточной генерацией (9—14) в порядке одновременной и всеобщей дифференцировки таких эмбриональных клеток в жгутиковые.

7) По своим геометрическим формам дробление вольвоцид (рис. 3) очень сходно с гомоквадрантным спиральным дроблением Metazoa, отличаясь лишь в том, что дексиотропные деления здесь не так точно уравновешиваются леотропными; благодаря этому дексиотропное спиральное искривление квадрантов оказывается очень резким [7].

Необходимо отметить, что это сходство не нарушается тем, что плоскости всех делений являются у вольвоцид, как известно, меридиональными по отношению к каждой из делящихся бластомер и что в основе дробления лежит здесь принцип деления плоской вначале «гониевой таблички». Дело в том, что у высших вольвоцид дробление сопровождается неоднократной переориентировкой клеточных осей бластомер, и, начиная с первых же делений, их исходная табличная группировка оказывается преодоленной. Благодаря этому у Volvox globator уже четвертая борозда ложится приблизительно экваториально по отношению к системе в целом, а у Janetosphaera aurea такое положение приобретается уже третьей бороздой (рис. 4). Таким образом, здесь фактически устанавливается типичный для большинства Metazoa порядок чередования плоскостей дробления.

8) Конечным результатом дробления является, как уже указывалось, целобластула с зияющим отверстием на полюсе, отвечающим по своему положению анимальному полюсу материнской клетки молодого ценобия (т. е. обращенной к наружной поверхности материнского ценобия), и клетками, направленными внутрь бластоцеля своими анимальными полюсами. Это — стадия, названная у губок стомобластулой. В дальней-

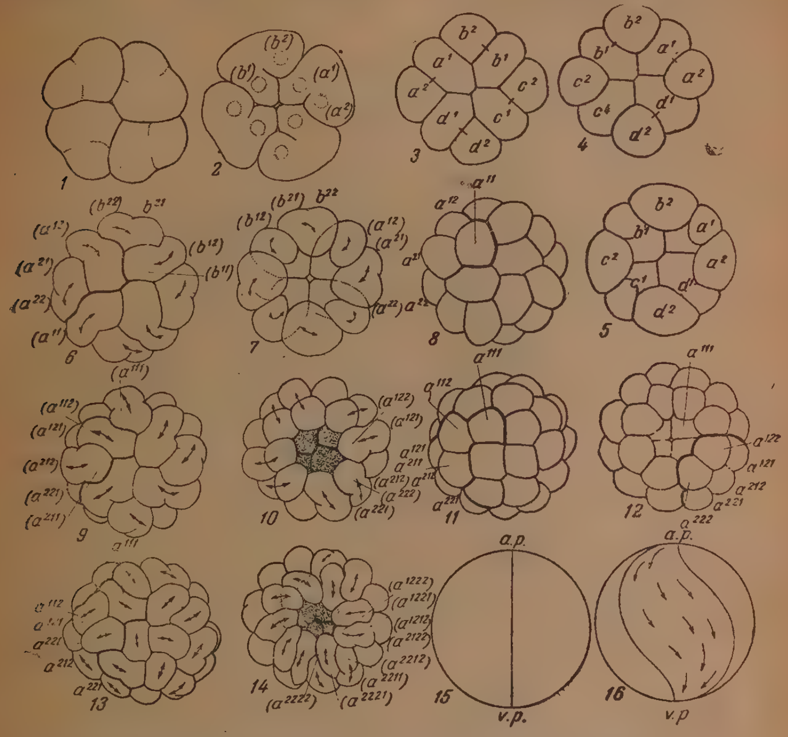


Рис. 3. Дробление Volvox globator (по Дельсману)

1—начало третьего деления; *2*—переход от стадии 4 бластомер к стадии 8, вид с вегетативного полюса; *3—5*—стадия 8 с анимального (*3*) и вегетативного (*4, 5*) полюсов; *6—7*—переход от стадии 8 к стадии 16 бластомер, вид с анимального (*6*) и вегетативного (*7*) полюсов; *8*—стадия 16 бластомер; *9—10*—пятое деление; *11—12*—стадия 32 бластомер; *13—14*—шестое деление; *15—16*—схема искривления квадрантов шара дробления у Volvox (*16*) в сравнении с нормой при спиральном дроблении

шем она испытывает характернейший процесс выворачивания наизнанку (впервые описанный нашим соотечественником Кушакевичем), в результате которого бластула приобретает окончательную ориентировку своих клеток, главной оси и полюсов, обратную первоначальной.

9) Следующим этапом развития ценобия является всеобщая дифференцировка его клеток, их превращение в жгутиковые клетки; за нею уже следует, в постэмбриональном периоде, дедифференцировка гонидий и их последующий рост и осевая, градиентная дифференциация вегетативных клеток. Тогда же вырабатывается и межклеточное студенистое вещество, и молодой ценобий переходит к самостоятельному существованию.

10) Дальнейшее постэмбриональное развитие вольвоцид сводится к мозаичному, неравномерному росту клеток ценобия (число которых остается неизменным): гипертрофическому росту гонидий и очень незначительному увеличению массы соматических клеток. Далее идет период старения ценобия, характеризующийся дегенеративными изменениями соматических клеток. Эти изменения и разрыв стенок материнского ценобия молодыми бластулами приводит к его гибели.

IV

Сопоставляя только что изложенные данные о вольвоцидах с тем, что мы знаем о жгутиковых бластулах Metazoa, можно воочию убедиться в совершенно исключительном масштабе и глубине взаимного сходства «животных вольвоксов» с настоящими. Это сходство особенно велико, если брать тех и других на взаимно гомологичной стадии — только что закончившейся однородной «начальной» дифференцировки клеток, до перехода к свободному образу жизни. На этой стадии вольвоциды являются столь же типичными эпителиальными целобластулами, как таковые Metazoa. Они идентичны с ними как по своей архитектонике, так и в гистологическом отношении, построены из сходного числа однородных клеток типично флагеллярного строения. Их интегрированность не уступает на этой стадии таковой жгутиковых бластул Metazoa, а в дальнейшем развитии приобретает еще более яркое, чем у них, градиентное выражение. Не менее велико и сходство в эмбрионезе тех и других: в чисто цитотипическом характере дробления, состоящем из одинакового числа делений, в морфологических картинах дробления, в характере завершающей его «начальной» дифференцировки, в прохождении стадии стомобластулы и в ее одинаковом выворачивании.

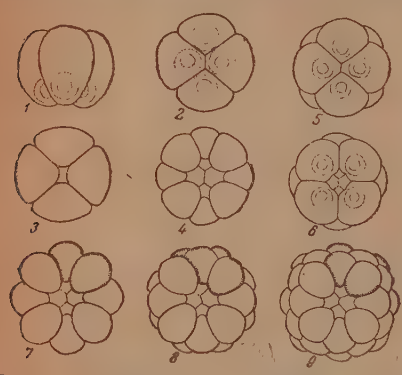


Рис. 4. Дробление Janetosphaera aurea (по Жанэ)

1—3 — стадия 4 бластомер, вид сбоку (*1*), с анимального (*2*) и вегетативного (*3*) полюсов; *4* и *7* — стадия 8 бластомер при близком к меридианальному положению третьей борозды дробления; *5—6* — та же стадия, но при положении третьей борозды дробления, приближающемся к экваториальному; *8* — стадия 16 бластомер; *9* — стадия 32 бластомер

Это сходство так велико, что можно было бы, в сущности, отнести вольвоцид к подлинным Metazoa, если бы только этому не препятствовала их типично растительная, автотрофная природа.

Морфологическим ее выражением на упомянутых ранних стадиях развития вольвоцид является, по сути дела, только хламидомонадный тип строения их клеток — в отличие от протомонадного или иного зоофлагеллятного типа организации клеток животных жгутиковых бластул. Однако в дальнейшем развитии тех и других это основное различие между ними приобретает капитальное значение, направляя их онтогенез по диаметрально противоположным руслам. У вольвоцид клетки ценобия сразу же оказываются способными к вегетативной деятельности и сразу же начинают интенсивно осуществлять эту деятельность, не перестраивая для этого свою организацию. Их развитие остается таким же «прямым», как у всех вообще фитомонадин, и в этом кроется секрет пожизненного сохранения вольвоцидами их исходной организации бластулы. Форма бластулы является у них полноценной формой вегетативного существования и размножения. В этой форме осуществляется вся жизнедеятельность ценобия, его рост и гистологическая дифференцировка, достижение его соматическими клетками «неизменного» уровня последней, осуществление генеративными клетками оо- и сперматогенетических процессов. Выполнение всей суммы жизненных задач бродячей вегетативной бластулой, очевидно, и приводит к прохождению ею столь же полного жизненного цикла, как у высших Metazoa, но в рамках одной и той же жизненной формы. В этом отношении вольвоциды аналогичны не низшим многоклеточным, а высокоспециализированным постоянноклеточным формам.

В противоположность этому, жгутиковые бластулы Metazoa факти-

чески неспособны к выполнению вегетативных функций. Они не питаются и не растут, и все их клетки не идут, как правило, далее лабильного уровня дифференцировки. И только после превращения такой личинки в сидячую форму (сопутствуемого передифференцировкой всего или части ее клеточного материала) становится возможной вегетативная деятельность организма, его рост и, в дальнейшем, размножение.

Иначе говоря, все дело в том, что бластулы вольвоцид становятся полноценными бионтами, не изменяя своей исходной организации, а бластулы Metazoa к этому неспособны; поэтому они и имеют значение лишь кратковременной, узко расселительной начальной стадии постэмбрионального развития, сменяемой в дальнейшем его течении совершенно иначе организованными и всегда сидячими вегетативными стадиями.

Этим, конечно, не обесценивается огромное сходство между высшими вольвоцидами и жгутиковыми бластулами Metazoa. Можно утверждать, что ценобии высших вольвоцид являются столь же подлинными жгутиковыми целобластулами, как таковые Metazoa, и в неменьшей мере целостными, чем они, многоклеточными организмами; организмами сходно интегрированными, совершенно подобными им по своей архитектонике и эпителиальному строению, но построенными из иного флагеллятного материала: из клеток типичного фитомонадного, а не зоофлагеллятного характера.

К этому, в конечном счете, и сводятся все различия между ними.

V.

Чтобы правильно оценить значение сходства, существующего между жгутиковыми бластулами Metazoa и вольвоцидами, необходимо сперва установить, простирается ли оно, и в каком объеме, и на другие вольвоксообразные колонии жгутиковых. Иначе говоря, надо выяснить, насколько специфично и исключительно это сходство и может ли оно расцениваться как частное проявление какого-то более общего сходства между жгутиковыми бластулами и шарообразными колониями Flagellata вообще.

При проведении такого сравнения приходится иметь дело лишь с очень немногими, как оказывается, представителями жгутиковых и притом почти исключительно автотрофными. В самом деле, свободные шарообразные колонии «типа Volvox» образуют лишь несколько рядов хризомонад — Uroglena, Uroglenopsis, Syncrypta, Synura, Chrysosphaerella и единственный, повидимому, род воротничковых жгутиковых — Sphaeroeca (рис. 5).

Общими свойствами всех этих форм являются следующие:

1) Многоосное, гомополярное строение колоний. Все составляющие их особи практически тождественны друг другу, не обнаруживая, соответственно, какой-либо региональной, а тем более градиентной, дифференциации.

2) Все зооиды колонии вполне однородны и в биологическом отношении; они представляют собой полноценных трофозоитов. Каких-либо намеков на их эргазо-гонидальную дифференциацию, т. е. разделение на соматические и генеративные клетки, здесь не наблюдается.

3) Размножение колонии происходит путем ее фрагментации или выселения из нее отдельных особей, или же путем ее диссоциации, т. е. переходом зооидов к одиночному, независимому существованию. Каждый из них в этих случаях обладает потенциями основателя колонии.

4) Образование колоний неизменно происходит путем самой типичной монотомии, т. е. простых делений надвое, сопровождаемых каждый раз дорастанием дочерних особей до исходных размеров материнской. Эти деления происходят в активном дифференцированном состоянии

зооидов и им не предшествуют какие-либо проявления их гипертрофии. Короче говоря, колония образуется точно таким же способом, как у древовидных сидячих форм, вроде Phalansterium или Spongomonas, что сказывается и в такой детали, как одинаковое здесь и там дихотомическое ветвление стволов и студенистой массы, составляющих основу шара [24].

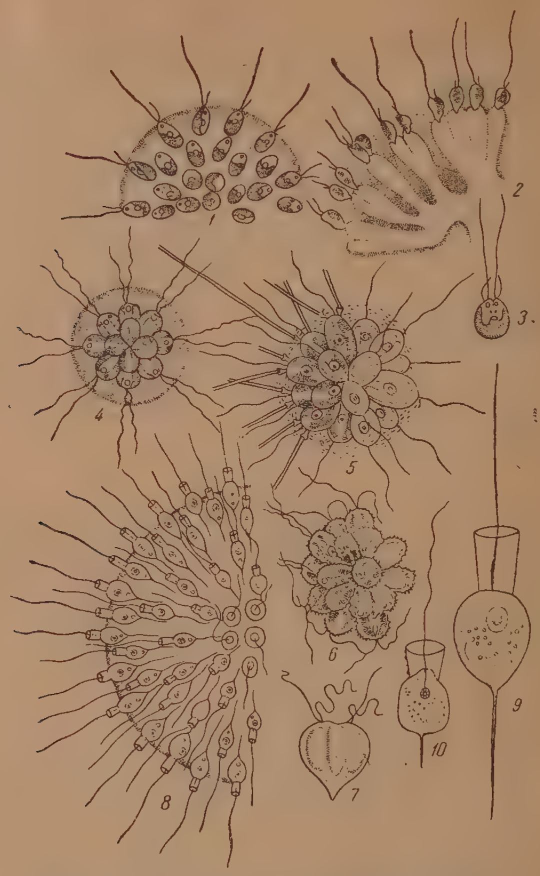


Рис. 5. Шарообразные колонии Flagellata

—Uroglenopsis americana, общий вид колонии (по Пашеру из Ольтманса); 2—то же, оптический разрез через часть колонии (по Троицкой); 3—то же, делящаяся особь (по Кюну); 4—Syncrypta Volvox, общий вид колонии (по Штейну из Ольтманса); 5—Chrysosphaerella longispina (по Лаутерборну); 6—Synura uvella, общий вид колонии (по Штейну из Кюна); 7—делящаяся особь Synura (по Кюну); 8—колония Sphaeroeca Volvox; 9—отдельный зооид (по Лаутерборну); 10—трофозоит одиночной краспедомонадины Codosiga (по Кюну)

Таким образом, сходство этих колоний с вольвоцидами и бластулами Metazoa исчерпывается их более или менее шаровидной общей формой и однослойным радиальным расположением составляющих их клеток. Они ни в какой мере не отвечают понятию бластулы, а тем более эпителиальной, а процесс их формирования абсолютно ничем не напоминает дробления. Это — колонии самого простого типа и в самом прямом смысле этого слова — простое, слабо интегрированное объединение равноценных между собой вегетативных особей, не находящихся в «биологическом соединении».

Поэтому сравнение этих колоний с бластулами Metazoa и вольво-

цидами только подчеркивает глубину разделяющей их пропасти и невозможность считать вольвоцид колониями, пусть даже и самого высшего типа.

Это сравнение, однако, очень поучительно тем, что подводит нас к пониманию биологической обусловленности афагии бластул Metazoa. Оно ясно показывает, именно, что свободноплавающие пелагические колонии «типа вольвокс» фактически не встречаются среди Zooflagellata: их образуют одни только автотрофные жгутиковые.

В самом деле, упомянутая выше Sphaeroeca — отнюдь не пелагическая, а малоподвижная донная форма, живущая в толще ила (Лаутерборн, Lauterborn [20]). Ее зооиды являются по своей организации и способу питания столь же типично сидячими «подгоняющими» формами, как трофозоиты остальных одиночных и колониальных воротничковых жгутиковых. Поэтому естественно думать, что движение их жгутов выполняет в большей мере гидрокинетическую (подгоняющую), чем локомоторную функцию. Этим колонии Sphaeroeca принципиально отличаются как от колоний автотрофных жгутиковых, так и от бластул вольвоцид и многоклеточных, зооиды или клетки которых всегда отвечают по своей организации свободноплавающим, а не сидячим одиночным формам, и жгуты являются исключительно двигательными.

Уместно в этой связи отметить, что пресловутая Proterospongia haeckeli S. Kent является, как теперь установлено, плодом недоразумения — а именно реституционными телами губок [14,9]. Таким образом, анимально питающихся колоний жгутиковых типа вольвокс фактически не существует. А отсюда напрашивается вывод, что жизненная форма сферической или эллипсоидальной колонии, активно плавающей при помощи жгутов, повидимому, несовместима с анимальным способом питания ее компонентов — при флагеллятном типе их строения.

VI

Своеобразнейшие «мерцательные» личинки, или синзооспоры Vaucheriaceae, к рассмотрению которых мы сейчас переходим, нередко сопоставляются с вольвоцидами, но до сих пор еще подробно не сравнивались с бластулами многоклеточных. Между тем они обладают, пожалуй, еще большим числом точек соприкосновения с последними и ближе напоминают их, чем вольвоцид, по своему общему виду (рис. 6).

Рис. 6. Синзооспоры Vaucheria repens (по Страсбургеру из Ольтманса)

1 — момент перехода к самостоятельному существованию; 2 — плавающая личинка и покинутая ею оболочка зооспорангия; 3 — часть стенки синзооспоры в оптическом разрезе

Синзооспоры вошерий могут быть охарактеризованы как бластулы, но только симпластические, а не многоклеточные [16]. В мощном периферическом симпласте, окружающем центральную полость овальной синзооспоры, располагается с большой правильностью масса (например, 1028, по Жанэ) «эквивалентов зооспор», отвечающих здесь морфологическому понятию кариомастигонтов. Каждый из них состоит из ядра и кинетиды с двумя жгутами; последние образуют своей совокупностью самый типичный жгутиковый кинетом. Вокруг центральной полости располагается многорядным слоем масса хроматофоров. Проморфологически личинки характеризуются очень ярко выраженной разнополюсностью, одноосностью и, повидимому, спирально-симметричным расположением кариомастигонтов. У части видов (например, Vaucheria ornithocephala, V. polysperma, по Гетцу, Goetz [11]) она имеет необычай-

но для нас интересный характер амфибластулы, с жгутиковым покровом в передней половине тела и обнаженной задней половиной.

Синзооспоры активно плавают передним (анимальным) полюсом вперед, медленно вращаясь при этом вокруг своей оси. Проплавав некоторое время, они оседают на дно, теряют свои жгуты, округляются и переходят в покоящееся состояние, одеваясь при этом защитной оболочкой. После непродолжительного периода покоя происходит их прорастание, при котором ядра и хроматофоры меняются своими местами и образуется сидячая, также симпластическая вегетативная форма водоросли.

Размножение синзооспорами происходит у вошерий исключительно бесполым, вегетативным путем. Не касаясь деталей этого процесса, отметим только, что они формируются поодиночке на концах нитей путем преобразования и последующего обособления содержимого их дистальной части от остальной массы симпласта. Оформившаяся личинка одевается жгутиками и выходит наружу через образовавшееся отверстие на конце нити.

Таким образом, синзооспоры вошерий являются чисто расселительной и очень кратковременной начальной стадией развития, подвергающейся затем дедифференцировке и преобразующейся всем своим материалом в прикрепленную вегетативную форму. Их развитие точно повторяет начальные этапы онтогенеза низших многоклеточных — губок или книдарий, а самый способ их образования невольно заставляет вспомнить «соматических» личинок этих же групп. Что же касается морфологии синзооспор, то здесь опять-таки бросаются в глаза многочисленные и притом крайне специфические черты сходства с бластулами: проморфологические, в числе составляющих синзооспору компонентов, в их флагеллятном характере, в высокой степени целостности личинки.

Конечно, им противостоят и не менее существенные различия — прежде всего в неклеточном, симпластическом, характере вошерий, в исключительно вегетативном способе образования их личинок и пр. Но здесь удивительны не эти различия, а то, что при всей систематической удаленности этих трех категорий организмов друг от друга, при всем их структурном и физиологическом разнообразии, начальные стадии их развития обнаруживают так много общего, что их всех можно отнести к одному и тому же личиночному типу — жгутиконосных бластул или флагеллибластул.

Особенно важно подчеркнуть, что этот тип личинок обладает не меньшей, пожалуй, морфологической однородностью, чем, скажем, тип трохофоры, и потому поддается весьма конкретной и подробной общей характеристике; что диапазон его изменчивости ограничен тесными рамками альтернативы: целобластула — амфибластула; что эта альтернативная изменчивость сходно проявляется в весьма различных группах (у губок, вошерий и отчасти вольвоцид), не будучи, следовательно, приуроченной к какой-либо одной из них, и что этот тип личинки не связан с ее принадлежностью к той или иной категории системы и даже с ее животной или растительной природой.

Последние два обстоятельства особенно ярко показывают недостаточность палингенетического толкования стадии бластулы и необходимость найти ей другое, более реалистическое объяснение. И в этом отношении сближение синзооспор вошерий с бластулами вольвоцид и многоклеточных оказывается необычайно интересным: оно, естественно, подсказывает мысль, что последние тоже представляют собой не что иное, как сложные зооспоры, и что этим как раз и определяется их, иначе непонятное, взаимное сходство.

Представление об организме (ценобии) вольвоцид как о комплексе или семье зооспор, остающихся в пожизненном соединении, имеет уже почти столетнюю давность. Намеченное в главных чертах еще в высказывания первых британских исследователей вольвокса — Бёска (Busk [2]) и Уильямсона (Williamson [25]) это представление было вполне отчетливо сформулировано уже Фалькенбергом (Falkenberg [10]) и нашло затем поддержку и дальнейшую разработку в известных работах Клейна (Klein [17]), а отчасти также Бючли (Bütschli [3]) и др.

Обоснованность этой концепции совершенно очевидна, поскольку она базируется на широком и всестороннем сравнении вольвоцид и эудоринид с ближайшими к ним одиночными формами, на трезвом учете всех общих им особенностей размножения, развития и образа жизни. Так, сводимость дробления вольвоцид к процессу формирования зооспор путем повторного деления (т. е. палинтомии в смысле Шаттона), столь характерному для всех фитомонадин, — совершенно неоспорима. Она иллюстрируется самым наглядным образом всей цепью имеющихся здесь переходов: от простейших форм этого процесса, включающих всего два или три последовательных деления материнской особи и сопровождающихся разбеганием образовавшихся зооспор, до наивысших, представленных 10—14-кратным делением гонидий Volvox и примыкающих к нему форм, при которых зооспоры остаются объединенными. При этом очевидна и явная зависимость числа этих делений от высоты размерного класса, достигаемого материнской особью, или, иначе говоря, от степени ее гипертрофии. Столь же несомненны и морфофизиологическая тождественность молодых «телепластид» вольвоцид с флагеллиспорами одиночных форм и идентичность их последующего развития — прямого там и здесь. Правда, у соматических клеток вольвоцид рост осуществляется в меньшем объеме, чем, например, у хламидомонад, но содержание их онтогенеза одинаково, и клетки поздней бластулы вольвоцид имеют все признаки трофозоитов. Образование студенистых оболочек в постэмбриональном периоде жизни, наблюдаемое у вольвоцид, также является очень характерной и общей чертой онтогенеза Phytomonadina.

Огромным преимуществом этой концепции является ее высокая объяснительная ценность. В самом деле, она позволяет свести все своеобразие вольвоцид к основным и специфическим признакам Phytomonadina. Последние видоизменяются вполне закономерно от одиночных форм к объединенным («колониальным»); среди последних — от малочленных до вольвоцид. Сама исключительность форм агрегации вольвоцид — по сравнению с типично колониальной — оказывается тогда естественным следствием принципиально иного, чем у всех других простейших, способа осуществления этой агрегации путем объединения зооспор в одно целое, сопутствующего палинтомическому способу их образования.

Итак, признание бластул вольвоцид сложными зооспорами, или синзооспорами, не только полностью согласуется с фактами, но и содержит объяснение их своеобразия по сравнению с истинно колониальными простейшими.

Следует, однако, оговориться, что применение этого понятия к вольвоцидам должно ограничиваться теми ранними стадиями их развития, когда клетки бластулы являются еще флагеллиспорами. В дальнейшем последние приобретают значение трофозоитов, и тогда бластула становится уже вегетативной формой, гомологичной таковым других сравниваемых с нею организмов, а не их синзооспорам. В отличие от них эта вегетативная форма сохраняет здесь ту же, в общем, организацию

и ту же степень подвижности, какие она имела на стадии синзооспоры — подобно тому, как взрослые хламидомонады пожизненно сохраняют строение и активность флагеллиспор.

VIII

Признание молодых бластул вольвоцид синзооспорами дает, таким образом, самое удовлетворительное объяснение и их неповторимому своеобразию в ряду «колониальных» жгутиковых и их специфическим сходствам с мерцательными личинками вошерий. Тем самым еще увеличивается правдоподобность нашего предположения, что бластулообразные личинки многоклеточных также представляют собою сложные зооспоры, или синзооспоры, и что именно в этом следует искать объяснение их громадному сходству с только что названными автотрофными организмами.

Это предположение полностью поддерживается биологическим и онтогенетическим характером жгутиконосных бластул Metazoa — поскольку и они являются чисто расселительной и притом активно плавающей начальной стадией постэмбрионального развития, преобразующейся впоследствии — как и у вошерий — в вегетативную форму совершенно иного строения. Поддерживается оно и совокупностью их морфологических сходств с синзооспорами вошерий и вольвоцид и громадными эмбриологическими сходствами с последними.

Однако, чтобы можно было его принять, необходимо еще иметь достаточно веские основания считать жгутиковые клетки бластул Metazoa отвечающими флагеллиспорам простейших и водорослей, а дробление — отождествимым с процессами формирования зооспор. Таким образом, на нашем пути встает капитальной важности вопрос о взаимоотношениях дробления многоклеточных с процессами формирования зооспор путем множественного деления у простейших и водорослей.

Этот вопрос, как известно, не пользуется тем вниманием, какого он, бесспорно, заслуживает. Он не ставился еще в полном своем объеме и совершенно не затрагивается ни в эмбриологических и протистологических сводках и руководствах, ни в общебиологических трактатах. Так, кажется, только у Бальфура (Balfour [1]) можно найти его краткое рассмотрение [1], а в более новое время его касался, повидимому, только Кофоид (Kofoid [19]) в своих статьях о сравнимости циклов Metazoa и простейших. Таким образом, создается странное, в сущности, впечатление, что этот кардинальный вопрос вообще лежит вне интересов современной общей биологии. И только в замечательных специальных исследованиях французского протистолога Э. Шаттона и его сотрудников (Chatton [6], Chatton et Lwoff [7], Hovasse [13]) вопрос этот подвергся в недавнее время весьма интенсивной и успешной разработке, чрезвычайно облегчающей и его решение в специально интересующем нас аспекте.

Для Шаттона дробление есть простой синоним повторного множественного деления. Он объединяет их в общее понятие палинтомии, противопоставляемое им, с одной стороны, простому делению надвое, или монотомии, а с другой — одновременному множественному делению, называемому им синтомией. Каждый из этих трех осовных типов размножения связан с вполне определенным состоянием делящегося одноклеточного организма: монотомия имеет место при моноэнергидном его строении, синтомия — при полиэнергидном, а палинтомия обуслов-

---

[1] Бальфур следующим образом формулирует свои представления на этот счет: «Дробление яйца, следующее за оплодотворением, может быть сравнено с распадением продукта конъюгации на споры: различие между обоими этими процессами заключается в том, что в одном случае споры разъединяются и образуют каждая отдельный организм, тогда как в другом они остаются соединенными и дают начало одному сложному организму».

лена и выражает собою строение синэнергидное. Достижение этого последнего является, таким образом, обязательной предпосылкой к осуществлению палинтомии. Оно происходит в результате подавления плазменных и ядерных делений, вызванного паразитизмом или более общеизбыточным питанием. Такое подавление делений обозначается Шаттоном как гипертрофическая дистомия (dystomie hypertrophique).

Согласно определению Шаттона, палинтомией является последовательное разделение синэнергидной, гипертрофированной клетки на две, затем на четыре и т. д., не прерываемое ростом промежуточных продуктов деления в интеркинезах, что и ведет к их прогрессивному мельчанию. При типичной палинтомии ядерные и плазменные деления идут рука об руку, чередуясь в строго ритмической последовательности, как это и происходит при полном дроблении. Однако во многих других случаях ядерные деления не сопровождаются плазменными, что ведет к переходу из синэнергидного в временное полиэнергидное состояние, завершающееся уже синтомией. Это наблюдается у радиолярий, синамеб, энтамеб, парамеб и Mycetozoa и в высшей степени типично для споровиков в целом и для Foraminifera. Деление распада Aggregata, Calcituba и Thalassicola относится, по Шаттону, к этой же категории явлений: оно представляет собой наиболее наглядную иллюстрацию состояния синэнергидности, сменяемого путем многополюсного митоза («синкинеза») на полиэнергидное, за которым уже следует синтомическое деление. Очевидно, что сюда же относятся и поверхностные формы дробления многоклеточных.

Все эти особенности палинтомии простейших, установленные Шаттоном с сотрудниками, преимущественно на основе изучения паразитических перидиней, инфузорий семейства Foettingeriidae и др., полностью отвечают признакам оогенеза и дробления Metazoa. Последние приобретают значение частного случая палинтомии, и в этом новом освещении выявляется множество точнейших совпадений в ходе данных процессов у простейших и многоклеточных, ранее остававшихся незамеченными (см., например, превосходный этюд Овасса о развитии Protoodinium и Oodinium 1937 г. [13].

Особо следует отметить, что в представлении французских авторов палинтомия по существу не связана с половыми формами размножения. У простейших она чаще всего протекает как бесполый процесс, а когда вступает в связь с половыми, то это ни в какой мере не отражается на ее ходе и выражающих его картинах. Вместе с тем, палинтомия не связана с какой-либо определенной ядерной фазой, осуществляясь как в гаплофазе, так и в диплоидном состоянии (например, у паразитических инфузорий), так что обычное противопоставление спорообразования и полового размножения оказывается для животных организмов несостоятельным. Наконец, палинтомия может вести к формированию спор (или гамет) любого типа, как активных (зооспор), так и пассивных (апланоспор), так что образование жгутиковых флагеллиспор в результате этого процесса является лишь частным его вариантом.

Легко видеть, что стоит только примкнуть к взглядам Шаттона по этому вопросу, как высказанное выше предположение о природе бластулообразных личинок Metazoa сразу же становится на твердую почву. И чтобы можно было его принять, остается, в сущности, только показать, что жгутиковые клетки этих личинок равноценны по своей организации, биологическому и функциональному значению отдельным флагеллиспорам.

IX

Основными признаками всех вообще зооспор являются следующие: 1) их образование путем множественного, а не простого деления, т. е. палинтомии, или синтомии,— чем уже определяется характерное для

них отличие в размерах от соответствующих вегетативных форм, и 2) их сугубо расселительный характер «бродяжек».

По своему строению зооспоры разделяются на жгутиковые зооспоры, или флагеллиспоры, являющиеся самым широко распространенным их типом, на амебоидные, или амебоспоры, тоже пользующиеся довольно широким распространением, и ресничные зооспоры, или цилиоспоры, характерные для инфузорий.

Жгутиковые зооспоры, или флагеллиспоры, различных Protozoa и водорослей характеризуются прежде всего своей общей организацией свободноплавающего жгутоносца, т. е. принадлежностью к той из жизненных форм Flagellata, которую лучше всего называть нектомонадой. Этим определяется их обтекаемая — каплеобразная или вытянутая в длину — общая форма тела, мощное развитие жгутикового аппарата и, разумеется, также и отсутствие всяких плазматических и иных дифференцировок, связанных с сидячим, прикрепленным образом жизни. Во всех этих признаках жгутиковые зооспоры вполне схожи с трофозоитами свободоплавающих Flagellata; как общее правило, их строение ближе всего напоминает строение более примитивных из таких пожизненно свободноплавающих форм, систематически или филогенетически связанных с данной группой организмов, размножающихся зооспорами.

Наряду с этим, в строении флагеллиспор обнаруживается и ряд специфических для них признаков, отличающих их от трофозоитов, как нектомонадного, так и других биологических типов.

В одних из этих признаков проявляется известная упрощенность организации, характерная для зооспор вообще (в том числе и автотрофных, как отмечалось уже Пашером) и физиологически обусловленная превалированием их расселительных локомоторных функций над вегетативными. Сюда относятся такие признаки, как слабое развитие или даже отсутствие выделительного аппарата, отсутствие оформленного цитостома (у анимально питающихся простейших; это особенно наглядно у цилиоспор или томитов паразитических инфузорий), а отчасти также и отсутствие некоторых из параплазматических включений, появляющихся лишь позднее, при преобразовании зооспоры в вегетативную особь. К этой же категории признаков можно в известной мере отнести и характерное для большинства зооспор отсутствие аллоплазматических оболочек — их «обнаженность» — хотя бы кратковременную.

Другую категорию специальных признаков зооспор образуют те, которые обусловлены самим способом их формирования путем множественного деления. К числу этих признаков следует отнести, во-первых, их минимальный для данного вида клеточный размерный класс. Этот размерный минимум, правда, имеет свой определенный предел, так как увеличение продукции зооспор достигается главным образом не их мельчанием, а гипертрофией материнской клетки; однако малые относительные размеры зооспор все же составляют одно из самых характерных их свойств.

К признакам этого рода можно отнести и высокое значение ядерно-плазменного показателя. Являясь следствием ритмического роста (удвоения) ядерных объемов при подавленности или полном отсутствии роста плазмы в процессе множественного деления, этот признак флагеллиспор (и, очевидно, других типов зооспор), повидимому, очень для них характерен. В литературе, правда, нельзя найти определенных указаний на этот счет. Однако эта особенность легко устанавливается путем соответствующих измерений и расчетов по рисункам, изображающим флагеллиспоры самых различных простейших. Так, судя по рисункам Гартмана (Hartmann [12]), Пашера [22], Катера (Kater, 1929) и др., макрозооспоры Chlorogonium и различных Chlamydomanas обла-

дают ядерно-плазменным показателем порядка 9,0—9,3, а у диноспор Dissodinium и Paradinium он оказывается близким к 4,0—4,8 (по рисункам Догеля, 1912, и Шаттона [5]).

С образованием зооспор в результате множественного деления связаны и некоторые из проявлений упрощенности их организации; они являются отражением дедифференцировки материнской особи, предшествующей ее делению. Будучи очень явственными у хорошо изученных в этом отношении цилиоспор паразитических инфузорий (Ichtyophthirius — Mc Lennan, 1936; Foettingeriidae — Chatton et Lwoff [6]), они, очевидно, имеют место и у флагеллиспор, выражаясь здесь в таких признаках, как отсутствие пиреноидов и т. п.

Наконец, очень существенным признаком флагеллиспор служит особый характер осуществляемых ими морфогенетических процессов. Являясь конечным продуктом различных множественных форм деления, флагеллиспоры находятся в момент своего образования (т. е. в момент завершения спорогенетических делений) в том же недифференцированном состоянии, в какое переходит перед размножением их материнская клетка (томонт). Говоря словами Калкинса (Calkins [4]), организация будущих зооспор находится в этот момент в своем «основном», эмбриональном выражении, и переход из этого состояния в дифференцированное состояние «производной организации» как раз и составляет сущность их преобразования в оформленные флагеллиспоры. Конкретно этот переход выражается в выработке ими ризопласта, базального зерна, самого жгута и других дифференцировок, связанных с активным, свободноплавающим образом жизни.

Сопоставляя все эти особенности флагеллиспор простейших с тем, что говорилось выше о строении и развитии жгутиковых клеток бластул Metazoa, трудно не притти к выводу, что эти клетки полностью отвечают всем основным признакам жгутиковых зооспор. Все их признаки, начиная с самого нектомонадного типа организации этих клеток и кончая наиболее тонкими деталями их строения, приобретают тем самым недостававшее им сравнительно-морфологическое объяснение.

Наряду с этим, в некоторых конкретных признаках жгутиковых клеток бластул улавливаются и более частные связи представляемых ими групп Metazoa с определенными группами зоофлагеллят. Насколько велики наблюдаемые здесь сходства и каково их значение, видно из примера известковых губок Sycon и Grantia, строение клеток которых известно теперь с исключительной полнотой. Этот пример представляет особый интерес потому, что вегетативные клетки (хоаноциты) губок также обладают, как известно, типично флагеллятной организацией, отвечающей во всех подробностях таковой воротничковых жгутиковых, т. е. сидячих протомонадин. Поэтому здесь оказывается возможным учесть конкретные сходства и различия между этими вегетативными клетками и клетками бластулы у одного и того же вида и тем самым установить, каков характер их взаимоотношений.

Как теперь стало известно [23], морфологическое тождество хоаноцитов губок с воротничковыми жгутиковыми не исчерпывается сходством общего плана их организации, но распространяется и на такие тонкие ее детали, как совпадающее строение кинетиды и парабазального аппарата,— непосредственно прилегающего у тех и других к ядру и занимающего на нем одинаковое положение. В противоположность этому, жгутиковые клетки амфибластул не обладают ни одним из специфических признаков Craspedomonadina. Они характеризуются отсутствием воротничка, вытянутой в длину общей формой цитосомы и совершенно иным строением и положением парабазального аппарата, который может быть отнесен скорее к типу Bodo, по классификации Дюбоска и Грассе [8], характерному для свободноплавающих протомона-

дин. Таким образом, эти клетки отвечают по своей организации именно последним, обнаруживая не меньшее сходство с ними, чем наблюдаемое между хоаноцитами и Craspedomonadina. Это совпадение тем более замечательно, что свободноплавающие расселительные фазы воротничковых жгутиковых (их бродяжки) отличаются теми же признаками от трофозоитов своего вида; так, у Bicoeca, по Клугу (Klug [18]), они очень напоминают по своему строению представителей рода Bodo.

Таким образом, отождествимость жгутиковых клеток бластул с отдельными бродяжками, или зооспорами, приобретает дополнительное подтверждение.

X

Итак, вопрос о природе бластулообразных личинок решается наилучшим образом признанием их сложными зооспорами или синзооспорами.

С этой точки зрения становятся легко объяснимыми все те их исключительные признаки, о которых говорилось в первом разделе настоящей статьи. Так, прежде всего получает свое сравнительно-морфологическое объяснение само строение жгутиковых клеток бластул — и притом во всем своем объеме, начиная от самых общих признаков их флагеллятной организации и кончая такими деталями, как отсутствие у них дифференцировок, связанных с анимальными способами питания, характерное для них значение ядерно-плазменного показателя и т. д.

Становится понятной и однородность жгутиковых клеток, отсутствие у более примитивных бластул всякой гистологической и органологической дифференцировки, в котором выражается их минимальный для Metazoa уровень организации. Столь же понятной становится и афагия жгутиковых бластул, их узко расселительный характер. Представляя собой комплекс или агрегат зооспор, они и обладают всеми биологическими свойствами этой расселительной по существу, начальной стадии развития. И так же понятно, что уровень дифференцировки жгутиковых клеток не превышает, как правило, лабильного, чем обеспечивается их биологически необходимая для Metazoa обратимость: преобразование из афагной расселительной в сидячую вегетативную или амебоидную форму, из зооспоры в трофозита.

Не менее простое объяснение получают в свете этой концепции и специфические для бластул особенности эмбриогенеза. Последний сводится здесь именно к образованию зооспор путем повторного множественного деления или палинтомии — к процессу, как раз и включающему только серию последовательных делений и дифференцировку их заключительных продуктов в однородные флагеллиспоры. Отсюда и предельно ранний для Metazoa онтогенетический уровень этих личинок.

Наличие личинок этого типа у самых различных по своему систематическому положению беспозвоночных также представляется естественным выражением исключительно широкой распространенности размножения зооспорами. Это — явление того же порядка, что и наличие у самых различных организмов другой одноклеточной жгутиковой стадии — сперматозоида, также представляющего собой, по сути дела, флагеллиспору.

Равным образом, становится легко объяснимым исключительное сходство жгутиковых бластул Metazoa с вольвоцидами, о которых уже столько говорилось. Это сходство целиком сводимо к тому, что те и другие построены из флагеллиспор, образующихся одинаковым образом — в результате типичной палинтомии — и одинаковым образом интегрированных. Градиентный, а не колониальный характер их интеграции, видимо, свидетельствует о том, что достижение теми и другими самой подлинной многоклеточности (и притом в идентичных формах эпителиальной целобластулы) есть проявление вполне определенных и

специфических законов интеграции зооспор, одинаково действующих на самом различном материале и принципиально отличных от законов колониальной интеграции. С этой точки зрения жгутиковые бластулы Metazoa и молодые бластулы вольвоцид — вполне гомологичные друг другу образования и стадии — синзооспоры, или «тела размножения», различающиеся прежде всего своей различной систематической принадлежностью.

Связанные с этим физиологические различия — в способе питания — обусловливают, как я старался показать, и остальные различия между ними, прежде всего в их дальнейшем онтогенезе.

В самом деле, эти различия сводятся к тому, что у вольвоцид синзооспора превращается в вегетативную особь, заметно не изменяя при этом своего строения и образа жизни, в то время как у низших Metazoa такая возможность исключена: их клетки способны к питанию лишь в жизненной форме сидячего жгутоносца «подгоняющего» типа или амебоидной, в которые и переходят здесь флагеллиспоры при своем дальнейшем развитии.

В заключение следует сказать еще несколько слов о тех более общих выводах и следствиях эмбриологического, филогенетического и иного порядка, какие вытекают из предлагаемой здесь концепции.

Первым из них является признание «развития с личинкой» — и именно личинкой типа синзооспоры — безусловно первичным для многоклеточных типов онтогенеза, отражающим в полном еще объеме чисто протозойные черты размножения зооспорами. Следовательно, и «метаморфоз есть первичный для Metazoa тип развития» (Ежиков, 1939) и сущность метаморфоза низших многоклеточных заключается в процессе превращения флагеллиспор в сидячие вегетативные клетки или специализованные клетки других категорий. Таким образом, и жгутиковая личиночная и сидячая вегетативная стадия низших Metazoa должны считаться в равной мере первичными.

Второй вывод касается теории личинки. Важно отметить, что бластулообразные личинки не могут считаться ни «приспособительно измененной зародышевой стадией», ни «преждевременно дифференцированной». Существо этих личинок явно заключается не «в наличии приспособлений, отличающих ее от взрослой формы», и вместе с тем — не «в эмбриональном характере ее организации», а именно в том, что они представляют собой сложные зооспоры. Поэтому вся общая теория личинки требует основательного пересмотра.

Третий вывод касается вопроса о вольвоксообразных предках Metazoa: геккелевской бластее, метазооне и пр. Представление о бластуле как синзооспоре делает их совершенно несостоятельными, поскольку у животных, анимально питающихся организмов, форма бластулы не может быть вегетативной и способной к размножению формой.

Высказанные здесь представления подводят и к новому освещению вопроса о происхождении многоклеточности и создают возможность его вполне реалистической разработки на обширном фактическом материале. Они также открывают пока еще неиспользованные и, повидимому, весьма перспективные пути к пониманию процессов дробления, и в частности, его геометрических форм, и дают новые возможности судить о филогенетических связях отдельных групп Metazoa на основании строения их флагеллиспор, и т. д.

Таким образом, предлагаемая концепция представляется достаточно продуктивной, в чем можно видеть главный довод в ее пользу.

Литература

1. Balfour F., A treatise of comparative embryology, v. I, 1st ed., 1877; id. 2d ed., 1884.— 2. Busk G., Quart. J. Micr. Sc., new ser., I, 1853.— 3. Butschli O., Flagellata in: Bronn, Klass. u. Ordn. d. Tiere, I, 1886.— 4. Calkins

G. N., The biology of the Protozoa, ed. 1, 2, 1926, 1933.— 5. Chatton E., Arch. zool. exp. gén., 59, 1919; Ann. sc. nat., Zool. (X), v. 8, 1925.— 6. Chatton E. et Lwoff, Arch. zool. exp. gén., 78, 1937.— 7. Delsman H. C., Proceed. Sect. Sc. K. Akad. v. Wetensch. t. Amsterdam, XXI, 1919.— 8. Duboscq O. et Grassé P., Arch. zool. exp. gén., 1933.— 9. Duboscq O. et Tuzet O., C. r. Ac. Sc. Paris, 197, 1933; Arch. zool. exp. gén., Notes et Rev., LXXVI, 1934; C. r. Ac. Sc., Paris, 200, 1935; Arch. zool. exp. gén., 79, fasc. 2., 1937.— 10. Falkenberg, Die Algen in: Schenk, Handb. d. Bot., II, 1882.— 11. Goetz H., Flora, 83, 1897.— 12. Hartmann M., Arch. f. Protist., 39, 1918.— 13. Hovasse R., C. r. Ac. Sc. Paris, 199, 1934; C. r. Soc. biol., 118, 1935; Bull. biol. Franc. et Belg., LXIX, I. 1935.— 14. Huxley T., Philos. Trans. R. Soc. Lond. (B), CCII, 1912; Quart. J. Micr. Sc., LXV, 1921.— 15. Huxley Th., The Anatomy of invertébratéd animals, 1877.— 16. Janet Ch., Le Volvox, 2-e Memoire, 1922; id., 3-e Mémoire, 1933.— 17. Klein L., Pringsh. Jahrb. wiss. Bot., 20, 1889; Ber. Deutsch. Naturf. Ges., Freiburg, 5, 1890.— 18. Klug O., Arch. f. Protist., 88, I, 1936.— 19. Kofoid C. A., 1935.— 20. Lauterborn R., Zeitschr. wiss. Zool., 65, 1899.— 21. Oltmanns F., Biologie d. Algen, I, 1922.— 22. Pascher A., Bibl. Bot., 67, 1907.— 23. Saedeler H. de, C. r. Soc. biol., 103, 1930.— 24. Troitzkaya, Arch. f. Protist., 1925.— 25. Williamson W. C., Quart, J. Micr. Sc., new ser., I, 1853.— 26. Zimmermann W., Jahrb. f. wiss. Bot., 60, 1921; Die Naturwissenschaften, 19, 1925.

ON THE NATURE OF BLASTULA-LIKE LARVAE IN METAZOA

A. A. ZAKHVATKIN

Zoological Institute of the State University o Moscow

Summary

Blastula-like larvae of lower Metazoa represent the lowest ' vel of multicellular organisation; consequently, their nature and phylog netic value are of a utmost importance for the understanding of the origin of Metazoa. According to the leading phylogenetical theories the structural peculiarities, the development, the mode of life of such larvae and their resemblance with the colonial Flagellatae — Volvocales have an exclusively palingenetic character, representing the corresponding characters of the hypothetical ancestor of all Metazoa — the Blastea or the Metazoon. The inadequacy of such interpretation being however so evident that often place is given to a pure mechanistic conception which is even less acceptable as compared with a narrow-phylogenetic one.

This is an attempt to solve the problem by comparing in details the structure of blastula-like larvae of Metazoa with Volvocales, other colonial Protozoa and with synzoospores of Vaucheriacae, the later having an external likeness with the former ones. This comparison, based upon new and very abundant data leads to a conclusion that blastulae are complicate zoospores or synzoospores. This new conception is connected with little known ideas of E. Chatton (1925, 1936) who considers the process of cleavage as a special case of multiple fission (palintomy). Chatton's idea, being thus supported, permits in its turn to compare the flagellate cells of blastulae with single zoospores (flagellispores). This point of view shows a total coincidence of structure of both groups of organisms and all the peculiarities of flagellate blastulae in Metazoa find their comparative-morphological interpretation. It seems now possible to understand their likeness with such form as Volvocales and ciliated Vaucheria larvae which belong taxonomically to very distant groups, both being synzoospores.

Considering blastula-like larvae as synzoospores we are able to solve the question of the origin of larval stages and metamorphosis of lower Metazoa. This opens a path to the solution of the problem of origin of Metazoa.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

ВЗАИМОПОМОЩЬ НАСЕКОМЫХ И ЭНТОМОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ КАК ЧАСТНЫЙ СЛУЧАЙ МЕЖВИДОВОГО СИМБИОЗА

В. В. АЛПАТОВ

Институт зоологии Московского государственного университета

До начала этого столетия взаимоотношения между энтомофильными растениями и насекомыми-опылителями изучались почти исключительно с точки зрения морфо-физиологических приспособлений растений и насекомых. Лишь за последние 50 лет, преимущественно в разделах прикладной энтомологии, изучена роль опылителей как фактора повышения урожая и начинают скапливаться материалы, которые позволяют рассматривать вопрос в свете общей биоценологии и учения о смешанных популяциях.

В ряде статей (см. список литературы) мне пришлось обсуждать взаимоотношения клевера и различных пород (подвидов) медоносной пчелы, как опылительницы этого растения. Чарльз Дарвин (1859) был первым биологом, обратившим внимание на этот вопрос.

В дальнейшем вопрос о различной приспособленности пчел, отличающихся различной длиной хоботка, рассматривался, в основном, пчеловодами-практиками. Так, Рут (E. Root [9]) сообщает, что в США удалось вывести матку, которую называли «краснoклеверной», «потому что ее пчелы наполняли медом улей во время цветения красного клевера, тогда как другие пчелы почти гибли от голода. Исследования способности этих пчел брать нектар показали, что их хоботок был исключительно длинен». В дореволюционной России агрономом И. Н. Клингеном был поставлен опыт использования длиннохоботных кавказских пчел в качестве опылителей красного клевера. Еще К. А. Горбачев [3], работавший в Тифлисе с кавказскими пчелами, писал: «Пчеловоды Польши, выписывавшие маток с нашей пасеки, сообщали мне, что кавказские пчелы поразили их тем, что брали мед с клевера в то время, когда местные пчелы и не подлетали к этим растениям». В работах И. Н. Клингена, державшего до 700 семей пчел абхазской породы, к сожалению, нет точных данных по семенной продукции красного клевера при наличии кавказских пчел, по сравнению с продукцией при наличии пчел местных. Он ограничивается лишь словесными обобщениями своего опыта, говоря, что «по нашим наблюдениям... простая пчела на тощем клевере с малыми головками действительно оплодотворяет кое-где клевер, но далеко не сплошь. Во всяком случае участие их делается заметным только тогда, когда на 1 десятину приходится не менее 5—6 семей, тогда как кавказская пчела уже при одной семье на 1 десятину дает значительно больший процент оплодотворения».

В количественной форме отношения энтомофильных растений и насекомых могли бы быть выражены при помощи дифференциальных уравнений кинетики роста популяций опылителя и опыляемого растения. Такие уравнения обозначены Лотка (A. Lotka [8]) как тип 1 *d*, характеризующий взаимосвязь видов,— симбиоз, при котором два вида

живут совместно и эта совместная жизнь в той или иной степени взаимополезна. Далее уравнения симбиоза были рассмотрены Костициным (V. Kostizin [7]), а также Гаузе и Виттом (G. Gause a. A. Witt [6]). В случае симбиоза константы альфа и бета, характеризующие воздействие каждого вида на другой в дифференциальных уравнениях роста того или другого вида, являются положительными величинами. По величине этих констант можно судить о силе взаимодействия двух организмов симбиотической системы. Для определения этих констант требуется знание кривых роста популяций каждого из компонентов системы при росте по отдельности и совместно. Материалы по взаимоотношению красного клевера и пчелы позволяют осветить этот вопрос лучше, чем какая-либо другая симбиотическая система.

Каковы услуги, оказываемые пчелами красному клеверу? По материалам табл. 53 в сборнике «Опыление красного клевера и пути клеверного семеноводства» мною составлена следующая таблица.

Порода пчел	Признаки участка	1 Припасечные участки (0—500 м)	2 Дальние участки (около 1000—2000 м)	$\frac{1-2}{1} \times 100$
Северные лесные пчелы	Число пчел на 100 м²	4,36	2,44	—44,1
	Урожай семян в кг/га	255,0	270,1	+5,9
Украинские пчелы	Число пчел	8,02	5,24	—34,7
	Урожай семян	281,3	244,3	—13,2
Кавказские + северные пчелы	Число пчел	6,25	4,16	—33,4
	Урожай семян	260,5	178,8	—31,4

Рассмотрение данных, приведенных в таблице, показывает, что если для всех пород пчел дальние участки дают падение посещаемости их пчелами (на 44,1; 34,7 и 33,4%), то параллельное падение урожайности клевера обнаруживается только тогда, когда на опылительной пасеке были более длиннохоботные украинские или кавказские пчелы. Применяя разностный метод Фишера для оценки достоверности разницы в урожайности семян клевера на пунктах с длиннохоботными (украинскими и кавказскими) пчелами, получаем, что столь высокую разницу можно получить в порядке чистой случайности лишь пять раз на 100 испытаний. Иными словами, судя по материалам сборника (наблюдения 1930 г. на большом пространстве Европейской части Союза), южные пчелы действительно повышают урожай, чего не дают северные.

Данные нашей таблицы позволяют расчислить количество семян клевера, обязанных своим возникновением работе одной пчелы и целой семьи. Сделать это можно для украинской пчелы, сопоставив численность пчелы на 1 га на припасечных (802 особи) и дальних (524 особи) участках: разница равна 278 пчелам. Разница в урожае равна 37 кг. Отсюда одна пчела дает 37 кг : 278 = 133 г семян. Если принять во внимание, что численность сильной пчелиной семьи равна 60 000 рабочих пчел, причем половина из них является летными пчелами, и допустить, что треть, т. е. 10 000, работает на красном клевере, то окажется, что одна семья украинских пчел может дать, благодаря своей опылительной работе, 133 г × 10 000 = 1,3 т семян красного клевера. Таким образом, переработанные мною данные согласуются с указаниями Дарвина, Рута и Клингена и позволяют считать длиннохоботность важным приспособительным признаком рабочих пчел при добывании нектара из цветков с длинной трубочкой венчика.

Каковы же ответные услуги, оказываемые клевером пчелам различных пород? Точных данных, отвечающих на этот вопрос, очень мало. Надо, во-первых, вспомнить вышеприведенное указание Рута на то, что

краснoклеверные семьи итальянских пчел «наполняли ульи во время цветения красного клевера, тогда как другие пчелы почти гибли от голода». Во-вторых, надо сослаться на Сахарова [5], проводившего наблюдения в 1930 г. в Суходоле (б. ЦЧО), на одном из пунктов пчело-энтомоклеверной сети над медовой продуктивностью московских и мингрельских семей пчел. Оказалось, что в итоге работы на клевере московские пчелы (11 семей) собирали по 24,1 кг меда на семью, а мингрельские — по 39,6 кг, т. е. на 15,5 кг больше. В-третьих, надо указать на интересную работу датского исследователя Стапеля (Ch. Stapel [10]), который на основании двухлетних наблюдений в четырех пунктах нашел, что итальянские пчелы, обладая более длинным хоботком, чем датские местные пчелы, лучше последних работают на красном клевере. Метод учета состоял в собирании обножек (комочков пыльцы на ножках) рабочих пчел той или другой породы. В среднем среди итальянок было 33,4% с пыльцой с красного клевера, а среди датских пчел лишь 12,6%. Автор высказывает мысль, что датские пчелы собирали только пыльцу, а итальянские работали и над сбором нектара.

Приведенные факты говорят в пользу того, что ответные услуги клевера пчелам выше в тех случаях, когда клиентами клевера являются длиннохоботные пчелы.

Этот вывод оказался в противоречии с распространившейся у нас в пчеловодной и агрономической печати точкой зрения об одинаковой пригодности любых пород для использования их на опылении красного дерева. Наиболее ярым сторонником этого взгляда является А. Ф. Губин. Это представление проникло в практические круги весьма широко. Так, например, в инструкции по опылению семенников красного клевера (тираж — 50 000 экз.) от 1 июня 1939 г. сказано: «В настоящее время твердо установлено, что для опыления красного клевера пригодны не только кавказские, но и обыкновенные среднерусские, а также украинские пчелы, опыляющие клевер не хуже кавказских». Ошибка Губина, по моему мнению, заключается в том, что он счел возможным решить вопрос о специализации и адаптированности разных пород пчел к красному клеверу лишь на основе учета посещаемости пчелами этого растения. Он пишет: «Сравнивая, таким образом, число пчел двух пород на разных медоносных растениях, мы получаем наиболее точную сравнительную характеристику их красноклеверности, т. е. фактически реализуемой пчелами способности посещать и опылять красный клевер» (1933). Хотя здесь упоминается опыление, но в дальнейшем решении вопроса А. Ф. Губиным в расчет принимается только посещение, а не опылительная работа. Он сообщает, что из 14 произведенных учетов распределения местных и кавказских пчел по различным медоносам лишь при трех учетах на красном клевере был обнаружен больший процент кавказских, чем местных пчел.

Из этого можно сделать лишь один вывод: кавказские пчелы встречаются на красном клевере не чаще, чем местные пчелы. Опыляемость же зависит от целого ряда дополнительных обстоятельств, которые могут быть неодинаковыми для той или иной породы. Обстоятельства эти таковы: учеты посещаемости велись с 9 до 12 часов дня, а кавказянки, по данным Н. Случевской (1933), обладают более длинным (на 30—40 минут) рабочим днем, чем московские пчелы. Кавказянки, обладая более длинным хоботком, весьма вероятно, работают быстрее, чем местные пчелы. Это предположение основано на наблюдениях Стапеля [10] над числом цветков клевера, посещаемых в минуту различными пчелиными породами. Этому автору удалось установить, что чем длиннее хоботок пчел, тем больше цветков в минуту посещает данный вид опылителя [12 цветков — итальянская пчела, при длине ее хоботка (mentum + glossa) в 5,91 мм, и 35 цветков Bombus hortorum, при длине хоботка в 11,1 мм].

Далее надо помнить, что на красном клевере насекомые могут работать двояким образом: во-первых, добывать нектар законным путем через верхнее отверстие венчика, отгибая лодочку и производя опыление, и, во-вторых, воровским путем, добираясь до нектара через отверстия у основания трубочки цветка клевера, прогрызанные шмелями-операторами — земляным и другими шмелями, обладающими самыми короткими из всех видов шмелей хоботками и не приносящими клеверу никакой пользы в смысле опыления. Стапель [10] исключительно четко показал на основании своих наблюдений в Чехословакии в 1933 г., что процент «воровских» посещений тесно связан с длиннохоботностью пчел и может колебаться от 22% для пчел, имеющих длину хоботка 6,17 мм, до 75% для пчел с длиной хоботка в 5,62 мм. Все это объясняет бóльшую эффективность кавказских пчел по сравнению с местными.

Сопоставленные мною факты подтверждают правоту Дарвина в вопросе о биологическом и приспособительном значении длины хоботка пчелиных пород. А. Ф. Губин, ссылаясь на Дарвина, обратил внимание лишь на одну фразу в третьей главе «Происхождения видов», но не оценил взгляды Дарвина на взаимоотношения цветковых растений и опылителей в целом. Губин писал: «Корни установки на длиннохоботных пчел, как единственно пригодных для опыления красного клевера, кроются в старом утверждении Дарвина (1859), что лишь «шмели одни посещают красный клевер, ибо прочие пчелы не могут достать его нектара». Характерной чертой этой установки является некритическое, ненаучное, предвзятое отношение к наблюдаемым явлениям. В действительности правым оказывается Дарвин, а не его строгий и несправедливый критик Губин.

В план дальнейших работ по изучению отношения разных пород пчел к красному клеверу должно войти изучение изменения этих отношений под влиянием различных природных условий и воздействий со стороны человека.

Литература

1. Алпатов В. В., Внутривидовые отличия медоносной пчелы в опыляемости растений (в печати).— 2. Алпатов В. В., Породы пчел и красный клевер (в печати).— 3. Гóрбачев К. А., Пчеловодная жизнь, № 2, 1907.— 4. Опыление красного клевера и пути клеверного семеноводства, под. ред. А. Ф. Губина и Г. И. Ромашева, «Жизнь и знание», М., 1933.— 5. Сахаров М. К., Коллективное пчеловодное дело, № 12, 1931.— 6. Gause G. F. a. Witt A. A., Am. Natur., LXIX, 1935.— 7. Kostizin V. A., Symbiose, parasitisme et évolution, Paris, 1934.— 8. Lotka A., Elements of physical biology, Baltimore, 1925.— 9. Root E. R., Gleanings in bee culture, June, 1927.— 10. Stapel Ch., VII Int. Kongr. f. Entomologie, Bd. IV, Weimar, 1939.

THE MUTUAL HELP OF INSECTS AND ENTOMOPHILIC PLANTS AS AN EXAMPLE OF INTERSPECIFIC SYMBIOSIS

W. W. ALPATOV

Zoological Institute of the State University of Moscow

Summary

This is an attempt to consider the pollination of some cultivated plants by honey bees as a case of interspecific symbiosis. A review of literature beginning with Ch. Darwin's «Origin of species» leads to the conclusion that there exist a very close relation between the red clover and some bee races. The mutual help of honey bees and of the red clover is stronger in case of long tongued caucasian and ucrainian race than in case of northern short tongued race. This conclusion is opposed to a current opinion originated by A. F. Gubin (1933) that all bee races without any relation to their tongue length are equally able to pollinate the red clover.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

ОТНОШЕНИЕ ПЧЕЛ К НЕДОСТАТКУ КИСЛОРОДА

А. Ф. ГУБИН и Н. П. СМАРАГДОВА

Институт зоологии Московского государственного университета и Институт пчеловодства Министерства земледелия

I. Введение

Необходимость изучения реакции пчел на пониженное содержание O_2 и повышенное содержание CO_2 в воздухе окружающей среды вызвана тем, что в практике имеется ряд наблюдений над благополучной зимовкой пчел в земле (ульи с пчелами закапывают в так называемые «могилы», насыпая сверху земли до 1 м) и над успешной пересылкой пчел в плотно сколоченных фанерных ящиках без вентиляции. Мнения пчеловодов-практиков о степени необходимой для пчел вентиляции разноречивы и не подтверждены цифровыми данными [4, 6, 7, 10, 11, 18, 20, 19].

Обращает на себя внимание также общеизвестный факт тщательного проклеивания и замазывания улья изнутри самими пчелами при помощи пчелиного клея.

Эти наблюдения дали основание предположить, что медоносные пчелы (Apis mellifera L.) относятся к числу животных, способных стойко переносить недостаток O_2 и избыточное содержание CO_2. Непосредственным толчком к проведению данной работы явились удачные опыты пересылки пчел с юга на север в так называемых «замкнутых пакетах», широко практикуемые в последнее время.

Замкнутые пакеты или ящики изготовляются из обычной трехслойной фанеры и вмещают от 4 до 6 рамок Дадана — Блатта с пчелами, личинками, куколками, плодной маткой и запасами меда и цветочной пыльцы. Такая небольшая семья пчел прекрасно переносит длительную перевозку по железной дороге или по почте. В отличие от США, откуда нами заимствована пересылка пчел пакетами, в Советском Союзе, по предложению Е. В. Арефьева, ящики для пересылки пчел устраиваются в настоящее время без вентиляционных отверстий. При этом Е. В. Арефьевым сделан вывод, видимо в предположении, что фанера непроницаема для воздуха, что «вентиляция при пересылке в перевозке пчел совсем не нужна». Уже a priori можно считать такое допущение произвольным, так как собственно изучением газообмена Арефьев не занимался и все его исследования ограничиваются пересылкой пчел в фанерных ящиках. Напомним, кстати, что когда знаменитый исследователь жизни пчел Губер (F. Huber, 1750—1831) плотно закрыл леток у одной сильной семьи, то через 40 минут все пчелы погибли. В связи с этим мнение Е. В. Арефьева о полной ненужности и даже «вредности вентиляции» для пчел явилось большой новостью в пчеловодном мире (см. «Пчеловодство», 1940, № 7, стр. 15).

Судя по косвенным указаниям ряда авторов, пчелам необходима как во время перевозки, так и на зимовке умеренная вентиляция, другие рекомендуют обеспечивать свободный доступ воздуха в улей, делать дополнительные вентиляторы, проницаемый потолок и т. д. (см. различные учебники по пчеловодству, статьи Доброленского [8], Чайкина [24], заметки в «The Bee World» [29—30], работу Снежневского, 1925, и многие другие). Опыты по изучению влияния глубины подрамочного пространства на зимовку пчел [1, 9] показали, что чем больше величина подрамочного пространства, тем больше подмора (были испытаны расстояния 9, 22, 75 и 175 мм). Величина подрамочного пространства, конечно, усиливает вентиляцию.

Замазывание пчелами осенью летков прополисом расценивается некоторыми авторами как мера защиты от врагов, которую пчелы принимают перед зимовкой (Чайкин [24], Monnie, 1934). Возможно, однако, что пчелы делают это и для уменьшения доступа воздуха, а, может быть, теплопотерь при вентиляции зимой.

Кемпнер (Kempner [26]) указывает, что уменьшение O_2 в воздухе ниже нормы ведет к уменьшению его потребления организмом. По Пфлюгеру, интенсивность газообмена определяется интенсивностью жизнедеятельности клеточных элементов организма и не зависит в широких пределах от содержания O_2 во вдыхаемом воздухе. Потребность пчел в кислороде, судя по литературным данным, весьма значительна, но сильно варьирует.

Беттс [5] говорит, что пчела, будучи в состоянии поднять температуру своего тела, нуждается в потреблении значительных количеств углеводов и кислорода. С другой стороны, несомненно, что у животных, впадающих зимой в спячку или в какое-то близкое к ней состояние, обмен веществ замедлен и потребность в O_2 ограничена.

По данным Дрейера (Dreyer [25]), который провел ряд наблюдений над газообменом у муравьев, находящихся в спячке при 4° и в активном состоянии при 22° С, оказывается, что выделение CO_2 в спячке уменьшается больше, чем потребление кислорода. Если выделение CO_2 в спячке уменьшалось почти в пять раз, то поглощение кислорода уменьшалось приблизительно в три раза.

Все виды беспозвоночных животных, не обладающие способностью поддерживать температуру своего тела на определенном уровне, проводят зиму в состоянии оцепенения [13]. Что касается медоносных пчел, то они, хотя и могут при низких температурах впадать в настоящее оцепенение, при котором резко замедляется расходование запасов меда в теле, в естественных условиях обычно в спячку не впадают и находятся в более или менее активном состоянии, двигаются и питаются медом. При пониженном обмене веществ животные, приспособленные к обитанию в воздушной среде, не могут существовать длительное время в анаэробных условиях. Продолжительность выживания в бескислородной среде различна у разных животных. Хорошую сводку по этому вопросу дает член-корр. АН СССР Коштоянц [17].

При низких температурах животные могут выживать без O_2 дольше, чем при высоких. Опыты Рейденбаха, заключавшего пчел в стеклянные трубочки без доступа воздуха, показывают, что чем выше температура, тем скорее пчела потребляет из воздуха, находящегося в трубочке, запас O_2.

Дыхательный коэффициент аноксибионтов очень высок, и у животных, приспособленных к существованию в среде, содержавшей O_2, он увеличивается по мере уменьшения процента содержания кислорода в среде.

Сравнительных данных о том, при каком предельном проценте содержания O_2 в воздухе наступает смерть различных животных, в литературе не имеется. Неизвестно, какие процессы обмена происходят в теле пчелы при пребывании ее в бескислородной среде и как долго она может оставаться без O_2.

В нашу задачу входило заняться наблюдениями над отношением рабочих Apis mellifera L. к воздушной среде с пониженным содержанием O_2 и повышенным содержанием CO_2 с экологической точки зрения.

Мы определили состав воздуха в замкнутом пакете с пчелами и изучили в лабораторных условиях реакцию пчел на различный состав воздуха. При этом путем лабораторных опытов был найден оптимальный воздушный режим для пчел, содержимых при температуре +20° С.

Для определения оптимального воздушного режима для зимующих пчел приняты показатели: а) количество подмора, б) количество взятого из кормушки корма, в) количество сахара, окисленного пчелой при содержании в воздухе с различной концентрацией O_2 и CO_2, и г) поведение пчел.

II. Методика

Состав воздуха в опыте определялся при помощи аппарата Холдэна. Для поглощения CO_2 употреблялся 10% раствор химически чистого едкого калия. Для поглощения O_2 был приготовлен щелочной раствор пирогаллола. Количество взятого из кормушки меда определялось взвешиванием кормушек (капельниц) с медом перед и после опыта и расчетом общего количества потребленного меда на один пчело-день с учетом подмора, если таковой был.

Количество сахара, окисленного пчелами при разных концентрациях CO_2 и O_2 в воздухе, определялось путем химического анализа пчел, находящихся в опытах. Содержание сахара в теле пчел определено по Бертрану Е. А. Алякринской. Количество сахара, сожженного пчелами в течение опыта, вычислено по формуле: $A = B + C - D$, где A — количество сахара, сожженного одной пчелой в течение опыта, B — количество сахара в теле пчелы до опыта, C — количество сахара в меде, взятом пчелою из кормушки, и D — количество сахара в теле пчелы после опыта. Содержание воды в меде, поступившем в корм пчелам в опыте, определено по удельному весу раствора одной части меда в двух частях воды и по таблице, приведенной в книге П. М. Комарова и А. Ф. Губина [15], стр. 687, и составляло 17,3%.

Кроме того, было сделано несколько определений скорости передвижения пчел при помощи секундомера. Отмечалось время в секундах, затраченное пчелой на передвижение на 10 см (ширина клеточки).

Поведение пчел оценивалось по пятибалльной системе: 5 — все пчелы активны, ползают по клеточке, бьются, пытаются летать; 4 — меньшая часть пчел сидит клубом, остальные ползают по клеточке и шумят, имеют возбужденный вид; 3 — большая часть пчел сидит клубом, остальные ползают по клеточке; 2 — сидят клубом; 1 — сидят неподвижно, рассеянным слоем, шевелят ножками, некоторые изредка переползают на небольшие расстояния, вид угнетенный; 0 — осыпались полностью или большинство.

III. Результаты опытов

1. Состав воздуха в замкнутом пакете. Мы начали нашу работу с анализов воздуха внутри пакета. 28.VII.1943 был приготовлен плотный фанерный ящик на 4 рамки Дадана — Блатта. В передней стенке ящика было сделано отверстие и закрыто резиновой пробкой. В пробку вставлена стеклянная трубка, одним концом достигающая до середины пакета, где располагаются пчелы, другим концом выходящая наружу. На наружный конец была надета резиновая трубка с зажимом. Это приспособление служило для взятия проб воздуха из пакета для анализа. Сверху в крышке было сделано отверстие для термометра и вставлен термометр. Щели между термометром и крышкой были плотно закрыты воском.

В течение опыта пакет все время находился в «стадии перевозки», т. е. переносился с места на место, перевозился по железной дороге, в трамвае, встряхивался и т. д.

Температура внутри пакета колебалась от 30 до 34° С, температура окружающего воздуха от 20,2 до 26° С.

Пчелы вели себя все время довольно спокойно. Слышался ровный гул. Периодически, с интервалом минут 15—20, возникал сильный шум (без всякого воздействия извне), который быстро прекращался. Видимо, пчелы перемешивали воздух внутри пакета.

В течение четырех дней, с 2 по 5 августа включительно, было проделано 16 анализов воздуха.

Средний состав воздуха в процентах, температура и кислородный индекс $\frac{O_2}{CO_2}$ внутри замкнутого пакета без вентиляции и во внешней среде даны в табл. 1.

Таблица 1

Состав воздуха и температура внутри замкнутого пакета (без вентиляции) и во внешней среде

Проба	$t°$ C	Количество анализов воздуха	CO_2, %	O_2, %	N_2 и др., %	Кислородный индекс в среднем
Внутри пакета	31,17	16	8,3 ± 0,54	13,5 ± 0,51	78,18 ± 0,14	1,6
Размах колебаний . . .	33—29,8	—	13,1 — 2,95	18,25 — 9,8	79,45—77,1	—
В окружающей среде .	21,6	5	0,11 ± 0,01	20,78 ± 0,11	79,08 ± 0,04	189
Размах колебаний . . .	23—20,6	—	0,15 — 0,10	21,25—20,60	79,30—78,60	—

Полученные данные позволяют сказать, что состав воздуха внутри пакета сильно отличается от воздуха окружающей среды. Кислородный индекс внутри пакета в 118 раз меньше индекса нормального воздуха. Но тем не менее пчелы в течение 8 дней благополучно выдержали такую низкую концентрацию кислорода и высокую концентрацию углекислого газа. Содержание O_2 и CO_2 внутри пакета не было постоянным в течение опыта, оно то повышалось, то понижалось. Отсюда можно

сделать вывод, что поступление свежего воздуха в плотный фанерный пакет происходит довольно хорошо, несмотря на отсутствие специальных вентиляционных отверстий, благодаря чему запас кислорода в пакете не поглощается пчелами до катастрофического предела и газовый режим устанавливается на каком-то определенном уровне, при котором пчелы могут существовать.

2. Опыт в колбе. Определив состав воздуха в замкнутом пакете с пчелами, мы перешли к опытам в лабораторных условиях, создавая для пчел различный воздушный режим. В первом опыте мы проследили отмирание пчел, находящихся в воздухе, близком по своему составу тому, какой мы наблюдали в пакете, и в лабораторном воздухе. Пчелы были помещены в две проволочные клеточки по 25 штук и снабжены кормом: в сухие соты налит пипеткой мед, по 15 ячеек в каждую клеточку. Одна клеточка помещена в широкогорлую коническую колбу вместимостью в 1 л, колба закрыта пробкой, проваренной в воске, и залита вокруг пробки еще воском. В пробку вставлены две стеклянные трубочки с резиновыми трубками, закрытыми зажимами. Одна трубочка служила для взятия проб воздуха для анализа, другая для возмещения взятого объема воздуха комнатным воздухом. Другая клеточка поставлена на столе рядом с этой колбой.

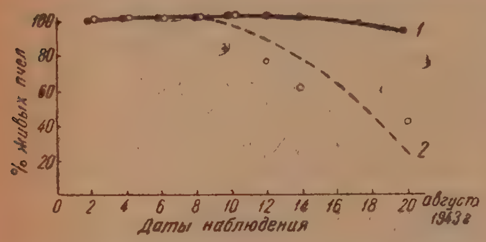


Рис. 1. Кривые отмирания пчел при разных кислородных индексах;
1—в колбе, индекс 1,8: 2—вне колбы, индекс 92

Результаты первого же опыта показали, что пчелы в клетке, поставленной на столе, хуже переносили пребывание в лабораторном воздухе, чем в колбе, где они вели себя более спокойно и медленнее отмирали. На девятый день опыта в колбе, где кислородный индекс был равен 1,8, подмор пчел поставлял 8%, а в лабораторном воздухе, при индексе 92, умерло 60% пчел. Отмирание пчел в колбе происходило, как показано на рис. 1.

То обстоятельство, что пчелы в закрытой колбе вели себя спокойно и медленнее умирали, навело на мысль, что им, очевидно, не вредит и даже, может быть, полезна некоторая пониженная концентрация O_2 и повышенная концентрация CO_2. Видимо, для пчел существует какая-то оптимальная концентрация этих газов для пребывания в спокойном состоянии.

3. Летальный состав воздуха для пчел. Следующей задачей было определить летальный состав воздуха для пчел. Опыт проведен в двух эксикаторах-вакуум, емкостью в 5,7 л каждый. Крышки обоих эксикаторов имели отверстия, закрытые резиновыми пробками.

Один эксикатор закрыт герметически. Крышка притерта при помощи вазелина и примазана, кроме того, мазью, изготовленной для кранов прибора Холдэна. В пробку вставлена стеклянная трубка с резинкой. Места соединения стеклянной трубки с пробкой и резиновой трубкой обмазаны мастикой для лепки. Резиновая трубка зажата винтовым зажимом и закрыта запаянной с одной стороны стеклянной трубочкой. Резиновая трубка открывалась только при взятии проб воздуха для анализа и тотчас же закрывалась.

Другой эксикатор закрыт крышкой неплотно, оставлена щель. В пробку также вставлена стеклянная трубка с надетой на нее резиновой трубкой, но они ничем не закрыты: без зажима и стеклянной пробки.

Оба эксикатора были затемнены чехлами из коленкора и открывались для наблюдений за пчелами только при красном свете. В каждый

эксикатор внутрь вложено по термометру и вставлены клетки с пчелами. Клетки для пчел имели внутренний размер $10 \times 10 \times 3$ см; с одной стороны они затянуты проволочной сеткой, а с другой закрыты выдвигающимся стеклом. В каждую клетку дан в маленьких стаканчиках мед, сверху на мед положены поплавки из кусочков фанеры. Пчелы в клетки насыпаны по весу. После определения общего веса всех пчел и среднего веса одной пчелы оказалось, что в каждую клетку попало по 146 пчел. Меду дано по 19 г.

Изменение состава воздуха и отмирание пчел в герметически закрытом эксикаторе происходило, как показано на рис. 2. Пчелы в течение

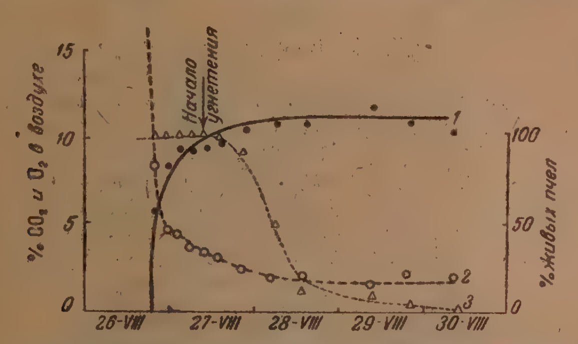


Рис. 2. Кривая отмирания пчел по мере изменения воздушного режима в герметически закрытом эксикаторе:

1—CO_2, 2—O_2, 3—процент живых пчел

первых же суток после начала опыта использовали запас кислорода в эксикаторе и к началу вторых суток начали быстро осыпаться. Угнетение началось в конце первых суток при кислородном индексе около 0,4.

В предыдущих опытах при индексе больше единицы (1,6 и 1,8) пчелы могли существовать. Следует отметить также, что в предыдущих опытах, хотя кислородный индекс и был невысок, пчелы могли существовать, может быть, еще и потому, что там поступление кислорода, хотя и слабое, все же осуществлялось, а в герметически закрытом эксикаторе такого поступления не было, и пчелы использовали запас O_2 до предела. Пределом было содержание O_2 в воздухе 5%.

Пчелы были в состоянии угнетения, почти не двигались, лежали на полу клеточки; были заметны дыхательные движения; некоторые шевелили ножками. Многие отрыгивали из зобика мед на стенки клетки. У некоторых такая капля висела на хоботке. Вместо клуба пчелы, если они еще не все осыпались, сидели рассеянным слоем или зацепившись друг за друга тонкой цепочкой.

4. Оптимальный состав воздуха для пчел. После первых предварительных опытов был поставлен ряд опытов для определения оптимального состава воздуха. Было поставлено два длительных опыта с учетом подмора пчел и три кратковременных опыта для определения количества сжигаемого пчелами сахара в разных условиях по следующей методике:

Как и в предыдущем опыте, пчелы были помещены в клетки $10 \times 10 \times 3$ см, а клеточки поставлены в эксикаторы, закрытые крышками в различной степени. Кроме того, эксикаторы были закрыты чехлами из коленкора. В отличие от предыдущего опыта, корм (центробежный мед) был дан в капельницах, завязанных холстинкой вместо пробок, опрокинутых вверх дном и вставленных в отверстия, находящиеся в потолке клеточек.

Результаты опытов по выяснению влияния состава воздуха на продолжительность жизни пчел и на поедание меда показаны на рис. 3.

Нам удалось создать целый ряд различных концентраций CO_2 и O_2 с кислородными индексами от 236 до 0,45. Потребление корма на один пчело-день оказалось наибольшим при индексе 20 и наименьшим при индексе 0,45. Наименьшая смертность пчел в опыте наблюдалась при индексе от 133 до 20. Скорость передвижения пчел заметно замедлилась при индексе 1,12. Поведение, или степень активности пчел, которую мы оценивали по пятибалльной системе — от возбужденного состояния (5) до угнетенного (0), постепенно падала по мере уменьшения кислородного индекса.

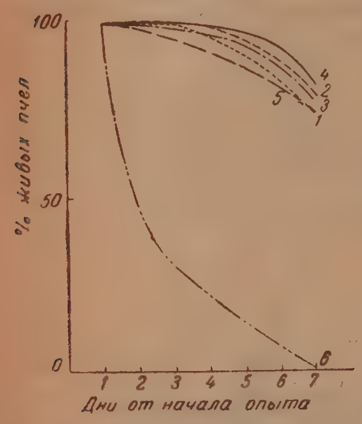


Рис. 3. Кривая отмирания пчел при разных кислородных индексах:
1—236, 2—133, 3—79, 4—20, 5—1,12, 6—0,45

Судя по кривым, изображенным на рис. 3, отмирание пчел катастрофически быстро проходило при индексе 0,45. При других индексах от 1,12 до 236 кривые отмирания расположились довольно близко друг от друга, и из них выше всех лежит кривая отмирания при индексе 20, где мы наблюдали наименьшую смертность пчел к концу опыта. Однако индекс 20 нельзя, видимо, считать оптимальным, так как за его пределами увеличивается потребление пищи, которое характерно для концентраций CO_2 и O_2, за которыми начинает проявляться угнетающее действие данного состава воздуха на пчел.

Три следующих кратковременных опыта для определения количества сжигаемого пчелами сахара в разных составах воздуха были поставлены по той же методике, что и два предыдущих. Потребление меда и количество сожженного сахара на 1 пчело-день оказались наибольшими при индексе 10 и наименьшими при индексе 0,51. Скорость передвижения и активность пчел, так же как и в предыдущих опытах, с уменьшением кислородного индекса падала. Подмора не было, так как эти опыты, в целях получения материала для химического анализа на содержание сахара в теле пчел, были непродолжительны.

Процент сахара, сожженного за 1 пчело-день из общего количества сахара, взятого пчелой из кормушки с медом 17,3% влажности, не одинаков при разных индексах. Он постепенно увеличивается с уменьшением процента кислорода и повышением процента углекислого газа в воздуха и затем резко падает при индексе 0,51, когда пчелы находятся в угнетенном состоянии, на пороге гибели.

5. Сопоставление данных всех опытов. На основании изложенного мы можем сделать некоторые обобщения и сопоставления. Интересно отметить, что в герметически закрытом эксикаторе с ограниченным запасом кислорода последний быстро поглощался пчелами в первые же часы опыта, и к исходу первых суток содержание его в воздухе устанавливалось и оставалось примерно на одном уровне в течение следующих дней опыта.

Подобную же кривую поглощения кислорода наблюдал Тэмдроп (Thamdrup) в работе с некоторыми морскими моллюсками [30]. Этот исследователь сажал Mya или Cardium в банки, наливая свежей морской воды, закупоривал и содержал в водяной бане при 20°. В течение первых двух часов опыта содержание кислорода в воде падало с 10 до

2 мг на литр и в течение последующих часов опыта оставалось приблизительно на уровне 1,5 мг.

Моллюски не потребляли его больше и лежали на дне сосуда с далеко выброшенным сифоном и раскрытой раковиной. В таком состоянии моллюски могли находиться около семи дней. При добавлении кислорода до 2 мг на литр и выше движение сифонов и поглощение O_2 возобновлялось. К сожалению, не удалось найти подобных же данных для насекомых. Пчелы также показали способность оставаться в бес-

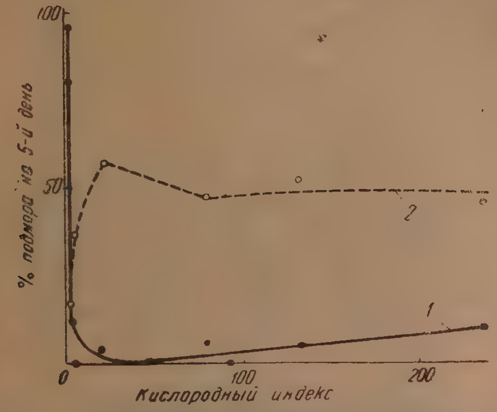


Рис. 4. Количество подмора на пятый день опыта и потребление корма на 1 пчело-день

1—процент подмора, 2—количество корма, потребленного на 1 пчело-день

кислородной (точнее с критическим содержанием кислорода, ниже которого животные не могут его использовать) среде 3—4 дня.

Для выяснения влияния состава воздуха на выживаемость пчел и потребление корма сделана выборка из всех опытов по количеству подмора (в процентах) на пятый день опыта и по количеству потребленного корма на одну пчелу за сутки при разных индексах. Результаты представлены на рис. 4.

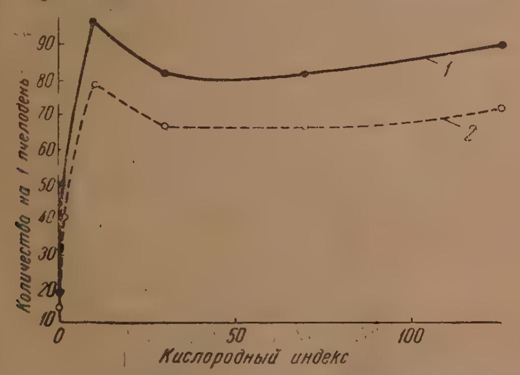


Рис. 5. Потребление корма и сжигание сахара за пчело-день в разных составах воздуха:

1 — взято из кормушки меда 17,3% влажности,
2 — сожжено сахара

Оказалось, что наименьшее количество подмора наблюдалось при кислородном индексе около 50, хотя потребление корма здесь не было наименьшим.

Обращает на себя внимание довольно резкий скачок потребления корма на 1 пчело-день, который наблюдается при приближении к угне-

тающему, вредному для пчел составу воздуха. Этот скачок повторяется и в других опытах, как показано на рис. 5.

При сопоставлении процента подмора и поведения пчел (рис. 6), оцененного нами, как указано выше, по пятибалльной системе от возбужденного до угнетенного состояния, оказывается, что наименьший подмор (в среднем 19,5%) наблюдался при поведении 2,7, которое словами можно характеризовать как состояние пчел, когда основная их масса сидит клубом и лишь небольшая часть находится в движении, без признаков возбуждения. С повышением активности пчел количество подмора увеличивается до 25%, при угнетении подмор достигает 100%. Наименьший подмор и спокойное состояние пчел мы наблюдали при индексе от 20 до 79.

Таблица 2

Время наблюдений	Опыт III		Опыт IV		Опыт V	
	% O_2 в воздухе	Коэфф. дыхания	% O_2 в воздухе	Коэфф. дыхания	% O_2 в воздухе	Коэфф. дыхания
Через 1 день	6,50	0,76	4,11	0,59	7,30	0,54
» 2 дня	3,29	0,74	2,47	1,22	3,90	1,14
» 3 »	2,12	0,96	1,70	1,48	3,70	2,00
» 4 »	1,95	3,00	1,50	1,00	3,25	2,11

По данным анализов воздуха из герметически закрытого эксикатора представилось возможным определить коэффициент дыхания пчел и сопоставить его с процентом содержания кислорода, количество которого в этом эксикаторе постепенно уменьшалось. Для пчел, находившихся в других эксикаторах, этого сделать было нельзя, так как эксикаторы были открыты в разной степени и запас воздуха в них пополнялся через оставленные отверстия, тогда как в герметически закрытом эксикаторе, объем которого точно измерен (5,7 л), зная исходный состав воздуха, можно было, путем вычитания последующего количества газа из предыдущего, определить количество выделенного CO_2 и поглощенного O_2 в течение определенного количества времени. Для определения дыхательного коэффициента взяты средние данные из всех наблюдений в течение суток. Дыхательный коэффициент определен для каждых суток отдельно (табл. 2).

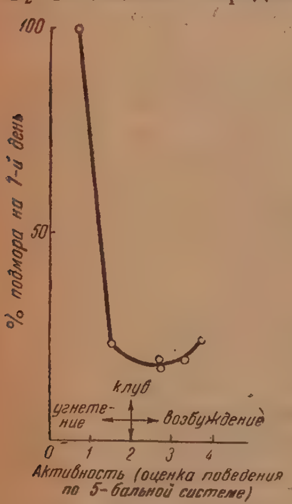


Рис. 6. Поведение пчел в опытах и процент подмора

Таким образом, наши наблюдения подтверждают приведенные выше литературные данные, согласно которым коэффициент дыхания животных повышается с уменьшением O_2 в окружающей среде.

Начатое исследование в дальнейшем необходимо продолжить как в производственных условиях на пасеках, так и в условиях точного эксперимента, обращая внимание главным образом на обмен веществ у пчел, находящихся в разных составах воздуха.

IV. Выводы

1. Определение состава воздуха в замкнутом пакете с пчелами показало, что пчелы могут выносить пониженное парциальное давление O_2 и повышенное давление CO_2.

2. Для пчел, вынужденных находиться по тем или иным причинам в бездеятельном состоянии, существует какой-то оптимальный состав воздуха, отличающийся от нормального атмосфер-

ного несколько повышенной концентрацией CO_2 и пониженной концентрацией O_2.

3. Воздух, близкий по своему составу к нормальному атмосферному воздуху, приводит пчел в активно-возбужденное состояние.

4. Воздух, содержащий меньше 5% O_2 и больше 9% CO_2 (кислородный индекс $\frac{O_2}{CO_2}$ меньше единицы), является угнетающим и опасным для пчел, так как приводит к их гибели, если остается примерно на этом уровне в течение 2—3 дней.

5. Кривая потребления корма и количества сожженного в организме пчел сахара за один пчело-день имеет резкий подъем при индексе, равном 10—20, после которого пчелы испытывают угнетение.

6. Наибольший подмор пчел (до 100%) наблюдается в тех случаях, когда они, судя по поведению, находились в угнетенном состоянии, балл — 0,6.

7. Наименьший подмор был при поведении 2,7 (в среднем 19,5%). При поведении 3,7 подмор снова увеличился до 25%.

8. Поведение 2,7 соответствует кислородному индексу от 20 до 79, т. е. в среднем около 50. Индекс 50, видимо, можно считать оптимальным в наших опытах. Этот индекс подлежит испытанию в производственных условиях.

Литература

Андронов Ф., Опытная пасека, № 8—9, 1928.— 2. Арефьев Е., Новое в пересылке пчел, Пчеловодство, № 7, 1940.— 3. Арефьев Е., Восстановление пчеловодства в освобожденных районах, Сельхозгиз, 1945.— 4. Берлепш А., Пчела и ее воспитание, пер. с нем., СПб., 1877.— 5. Беттс А., Пчел. дело, № 12, 1929.— 6. Быстрицкий В., Две зимовки пчел в земле, РПЛ, 1893. — 7. Быстрицкий В., Зимовка пчел в земле (1896—1897 г.), РПЛ, 1898.— 8. Доброленский Г. И., Опытная пасека, № 3—4, 1929.— 9. Дружинин, Опытная пасека, № 3, 1926.— 10. Иванов А., Зимовка пчел в земле, РПЛ, 1893.— 11. Иванов А., Пчеловодство на Урале, РПЛ, 1893.— 12. Калабухов Н. И., Зоологический журнал, XII, вып. 4, 1933.— 13. Калабухов Н. И., Спячка животных, Биомедгиз, 1936.— 14. Карпов Н. И., Опытная пасека, № 3, 1926.— 15. Комаров П. М. и Губин А. Ф., Пчеловодство, 1937.— 16. Козьмина, Алпатов и Резниченко, Опытная пасека, № 9—10, 1930.— 17. Коштоянц Х. С., Успехи соврем. биол., IV, вып. 6, 1935.— 18. Лукин-Ежов, О зимовке пчел в ямах, РПЛ, 1889.— 19. Любенецкий Ю., Полное практическое руководство для пасечников, СПб., 1876.— 20. Назаренко П. И., Зимовка пчел в земле, РПЛ, 1887.— 21. Поляков Ю. Д., Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., XLVI, 5.— 22. Уигглсуорс В. Б., Физиология насекомых, Биомедгиз, 1937.— 23. Цандер Е., Жизнь пчел, изд. «Нов. дер.», 1927.— 24. Чайкин А. А., Опытная пасека, № 9—10, 1929.— 25. Dreyer W. A. Em., Physiol. Zool., vol. V, №2, 1932.— 26. Kempner, Archiv f. Anatomie und Physiol., phys. Abt., 1884.— 27. Melampy R. M. a. Willis E. R., Physiol. Zool., vol. XII, № 3, 1939.— 28. Pflüger, Pflüger's archiv, Bd. X, 1875.— 29. The Bee Wolrd, July, 1929.— 30. Ibid., Augsut, 1932.— 31. Ibid., October, 1934.— 32. Tinsley J., The Bee World, 1929.— 32. Thamdrup (цит. по рукописному реферату проф. Л. А. Зенкевича).

ON THE RELATION OF BEES TO OXYGEN DEFICIENCY

A. TH. GUBIN and N. P. SMARAGDOVA

Zoological Institute of the State University of Moscow and Institute of Beeculture, Department of Agriculture

Summary

(1) The determination of the air composition in a closed traveling hive filled with bees has shown that bees can withstand a decreased partial pressure of O_2 and an increased pressure of CO_2.

(2) Bees compelled to remain in state of inactivity require evidently an optimal composition of the athmosphere differing from the normal one by an increased CO_2-content and a decreased concentration of O_2.

(3) The air of normal composition determines an active and exciting behaviour of bees.

(4) Air containing less than 5 per cent of O_2 and more than 9 per cent of CO_2 (oxygen coefficient $\frac{O_2}{CO_2}$ less than a unit) depresses the activity of bees and kills them within 2—3 days.

(5) The food consumption curve and the quantity of sugar digested per one bee per day has a steep rise when the oxygen coefficient reaches 10—20, following which the bees show a depression.

(6) The largest mortality (up to 100 per cent) was observed in cases, when the bees judging by their behaviour suffered a depression-index 0.6.

(7) The lowest mortality (on the average equal to 19.5 per cent) was observed when the index of behaviour was equal to 2.7. When the index was equal to 3.7 the mortality went up to 25 per cent.

(8) The behaviour index 2.7 corresponds to the oxygen coefficient varying from 20 to 79, with the average of 50, which seems to be the optimum in our experiments. This coeffcient should be verified under practical apiary conditions.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

ОБ УПРОЩЕНИЯХ В СТРОЕНИИ И ФУНКЦИИ ГЛОТОЧНОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ РЫБ

А. П. АНДРИЯШЕВ

Зоологический институт Академии Наук СССР

В недавно опубликованной на страницах Зоологического журнала работе (Андрияшев [1]) была изложена методика функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб и приведены фактические данные, характеризующие в этом отношении морского ерша (Scorpaena porcus L.), представителя группы донных хищных рыб. Настоящая статья продолжает разработку поднятого нами вопроса о функционально-морфологических адаптациях глоточного аппарата рыб в отношении некоторых растительноядных рыб Черного моря.

При анализе глоточного аппарата некоторых черноморских растительноядных рыб отряда Perciformes удалось установить ряд особенностей, обнаруживающих, наряду с другими адаптивными чертами, безусловное упрощение и довольно далеко идущую специализацию всего глоточного комплекса в целом. Если нормальный цикл движения глоточного аппарата хищных рыб слагается из четырех основных фаз, а в некоторых случаях, как, например, у Belone (Андрияшев [2]), еще более усложнен, то уже у некоторых бентоядно-хищных и планктоноядно-хищных рыб (Gaidropsarus, Trigla, Trachurus и др.) движение глоточного аппарата идет по неполному четырехфазному типу, в результате сокращения типичной контрактурной паузы до короткой «контрактурной задержки»; у зоофагов наблюдается сокращение цикла до трех фаз (за счет полного выпадения контрактурной паузы), а у исследованных нами растительноядных рыб происходит дальнейшее упрощение в цикле заглатывательных движений этого органа.

Наиболее резко эти изменения выражены у обычной черноморской собачки (Blennius sanguinolentus Pall.), которая, обитая в литоральной зоне, питается преимущественно прибрежными водорослями (Enteromorpha, Ulva и др.). Все органы B. sanguinolentus, связанные с питанием, носят отчетливо выраженные черты приспособления к растительноядности. Рот у Blennius маленький, конечный, в виде короткой поперечной щели, причем весьма характерно, что левая и правая части обеих, весьма коротких, челюстей совершенно плотно сращены между собой, а верхняя челюсть не выдвижная — praemaxillarae плотно сращены с maxillarae, этмоидально-сошниковым блоком и palatinum. Эту особенность следует считать характерной для рта откусывательного типа, в то время как у рыб со ртом хватательного типа челюсти обычно значительно более подвижны, а верхняя более или менее выдвижная. Зубы на челюстях у Bl. sanguinolentus многочисленные (более 40 на каждой челюсти), сидят в один ряд вплотную друг к другу, наподобие частокола; по форме они довольно длинные, цилиндрические, притупленные на вершине (резцевидного уплощения нет). Характерно слабое вооружение глоточно-ротовой полости — зубов на сошнике и небных нет, жаберный фильтр бисериально-симметричного типа с гладкими, в виде

конических бугорков, тычинками. Ротовая полость не приспособлена для захвата крупной добычи — объем ее весьма мал и не увеличивается заметно при раскрытии рта. Глотка узкая, не мускулистая, ее ширина (при растяжении) лишь около 19—20% длины головы (l. c.), в то время как у хищных рыб эта величина значительно больше — так, горизонтальное растяжение глотки [1] достигает в среднем у Uranoscopus scaber — 50%, у Scorpaena porcus — 46%, у Temnodon saltator — 43%, у Trachinus draco — 42% длины головы и т. д.; у большинства нехищных рыб глотка значительно уже, ее ширина (при растяжении) варьирует у разных видов обычно от 20 до 30% (l. c.). Кишечный тракт Bl. sanguinolentus, как у большинства других растительноядных рыб, весьма длинный (в 2,5—3 раза превышает длину тела), желудочная часть не дифференцирована, пилорические придатки отсутствуют.

Глоточный аппарат Blennius заметно упрощен и специализирован по сравнению с обычным перкоидным типом, при котором многочисленные мелкие острые зубы щеткообразно сидят на трех парах подвижных верхнеглоточных площадок (epipharyngealia). Верхнеглоточные Blennius превращены в короткие гребенки, посаженные почти перпендикулярно к продольной оси тела; вооружены они 8—9 зубами, которые расположены в один ряд и напоминают челюстные зубы, но несколько короче их и сидят на большем расстоянии друг от друга (рис. 1, *а*). Длина основания верхнеглоточного ряда зубов около 8% длины голо-

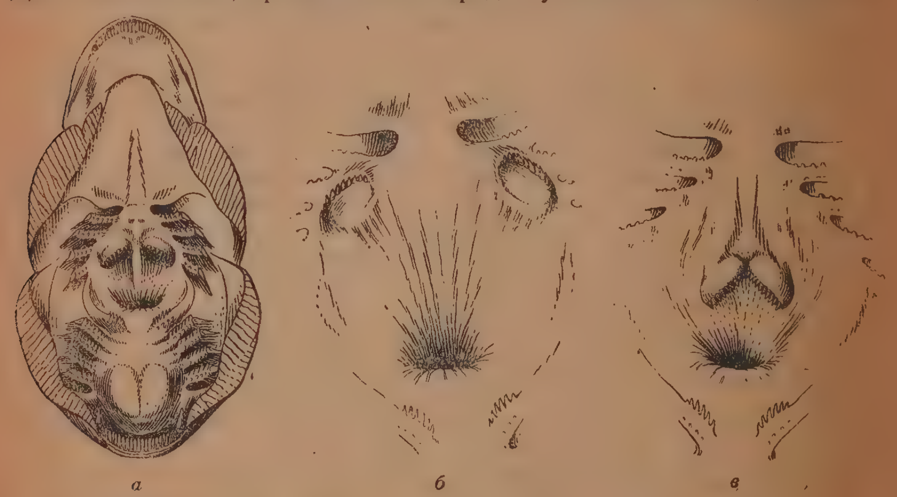


Рис. 1. Положение глоточных зубов у Blennius sanguinolentus в разных фазах движения:

а — общий вид вскрытого для наблюдений экземпляра (I фаза); *б* — конец II фазы; *в* — конец III фазы

вы. Горизонтальные передвижения их почти не выражены, благодаря специальному сочленению с epibranhialia, допускающему лишь вращение верхнеглоточных гребенок вокруг своей продольной оси вперед (и наружу) и назад (и внутрь), при общей амплитуде вращения около 180°. Нижнеглоточные кости (hypopharyngealia) короткие, вооружены аналогично верхнеглоточным, но зубы их направлены прямо в глотку, а впереди их имеется ряд мелких шипикообразных зубов, направленных вверх.

Рефлекторное движение глоточных зубов, наблюдаемое у живых рыб, вскрытых по описанной нами ранее методике [1], довольно отчет-

[1] Способы измерения элементов глоточного аппарата и пределов движения их, как и другие детали применяемой нами методики, см. [1]

ливое и длительное (особенно без перерезки позвоночника) и происходит по следующей схеме:

I фаза. Верхнеглоточные гребенки сближены, сидят под углом около 120° друг к другу и косо направлены назад к глотке (под углом около 45° к плоскости нёба) (рис. 1, *а*).

II фаза. Расхождение в стороны верхнеглоточных гребенок осуществляется не путем обычного горизонтального движения в стороны, а путем поворота их вокруг своей продольной оси вперед и наружу; при этом верхнеглоточные зубы становятся перпендикулярно плоскости нёба, т. е. делают поворот более чем на 90° (рис. 1, *б*).

III фаза. Из этого положения верхнеглоточные гребенки, быстро поворачиваясь, идут обратно и, дойдя до исходного положения (I фаза, рис. 1, *а*), производят поворот и немного дальше. В результате к концу III фазы верхнеглоточные сближаются, становятся в одной плоскости с нёбом, и угол между правой и левой epipharyngealia сокращается примерно до прямого (рис. 1, *в*).

IV фаза. Контрактурная пауза полностью отсутствует, верхнеглоточные из крайнего положения III фазы (которое весьма мало отличается от исходного) быстрым поворотом возвращаются в исходное положение (I фаза, рис. 1, *а*); весь цикл движения короткий, быстрый и, что характерно, многократно повторяемый.

Таким образом, работа глоточного аппарата Blennius сводится к простому движению — повороту граблеобразных верхнеглоточных вперед и наружу, для подхвата захваченных водорослей, и обратному повороту зубов назад, для подачи пищи в глотку. Основное движение (III фаза) упрощено до предела и как самостоятельная фаза почти выпадает, так как немногим отличается от простого возвращения epipharyngealia из крайнего положения II фазы в исходное положение покоя. В связи с этим и линейный сдвиг верхнеглоточных, столь характерный для хищников, но констатируемый и у большинства зоофагов, здесь практически отсутствует. Естественно, что функция удержания добычи или предварительной обработки ее во рту у Blennius также не может быть выражена.

Путь специализации глоточного аппарата Blennius (так же как и других органов, связанных с питанием) будет более понятен, если рассмотреть строение и характер движения глоточного аппарата некоторых видов семейства Sparidae, которые хотя и не являются исключительно растительноядными формами, но в их пищевом рационе водоросли (Ulva, обрастания) играют весьма существенную роль. К таким видам в первую очередь должен быть отнесен обычный черноморский ласкирь, или морской карась (Sargus annularis L.), а также зубарик (Charax puntazzo L.).

Sargus, подобно Blennius, имеет маленький конечный рот, верхняя челюсть которого слабо выдвижная, причем раскрытие рта не влечет за собой заметного увеличения объема ротовой полости. При раскрытии рта верхняя челюсть не выдвигается вперед и вниз, как это обычно бывает у рыб с выдвижным ртом, а передний (зубной) край ее несколько поворачивается вверх, что при обратном закрытии рта дает движение, аналогичное закрыванию клещей, т. е. откусывательного типа [2]. С этой же функцией связано весьма специализированное зубное вооружение челюстей — передний край обеих челюстей с уплощенными резцевидными зубами, образующими сплошной режущий край. За ними с боков расположены своеобразные коренные зубы уплощенной жерновообразной формы. Сошник и нёбные без зубов. Длинное узкое нёбо

[2] Приспособление к откусыванию пищи у Sargus развито значительно сильнее, чем у Blennius. Ласкирь и зубарик легко откусывают куски водорослей, обрастания и даже отдельные куски от целой мертвой рыбы.

покрыто плотной, собранной в продольные складки кожей, на которой имеются сосочки и папиллы, видимо вкусового значения. Язык и подъязычный аппарат очень подвижны и, повидимому, способствуют проталкиванию кусков откушенной пищи к глоточным зубам. Жаберные дужки короткие с мелкими, сжатыми с боков жаберными тычинками, покрытыми лишь слабыми шипиками.

Глоточный аппарат перкоидного типа: верхнеглоточные большие, образованы тремя парами площадок. Их общая длина в среднем 15,2% длины головы (l. c.), ширина 7,8% l. c. Две задние epipharyngealia (II и III) довольно плотно соединены между собой и имеют лишь весьма ограниченное движение по линии соединения; передняя верхнеглоточная сочленена со второй подвижно и функционально в значительной степени самостоятельна. Зубы на двух первых парах epipharyngealia длинные и тонкие с заостренными и слегка загнутыми назад желтовато-коричневыми кончиками. Наиболее крупные шиповатые зубы располагаются поперечными рядами в передней части I и II верхнеглоточных площадок, что безусловно связано с поворотом верхнеглоточных при глотании назад к глотке (при этом могут наиболее рационально употребляться лишь зубы передней части глоточных площадок). Следует отметить, что зубы не плотно закреплены, а сидят довольно по-



Рис. 2. Положение глоточных зубов у Sargus annularis в разных фазах движения: *а*—общий вид вскрытого для наблюдения экземпляра (I фаза); *б*—конец II фазы; *в*—конец III фазы

движно в покровной ткани верхнеглоточных площадок. Нижнеглоточные кости соединены спереди очень подвижно, вооружены двумя рядами зубов — внутренний ряд из часто сидящих слегка изогнутых и сильно заостренных тонких шипообразных зубов (аналогично крупным верхнеглоточным); перед ними спереди, как и у Blennius, имеется ряд более мелких зубов. Длина hypopharyngeale 17% l. c. Глотка тонкая и узкая, ее ширина (при растяжении) около 22% l. c., что также сближает этот вид с Blennius. Пределы движения верхнеглоточных площадок весьма ограничены. Расхождение в стороны мало́ — максимальный промежуток составляет в среднем 10,5% l. c., продольный сдвиг лишь незначительно больше.

Из девяти вскрытых экземпляров в пяти случаях удалось наблюдать устойчивое полноцикличное движение глоточных зубов (наилучшие результаты, как и у Blennius, дает вскрытие без перерезки позвоночника), которое укладывается в следующую схему:

I ф а з а. Верхнеглоточные сильно сближены, сидят без наклона и заметно выдаются над плоскостью нёба (рис. 2, *а*).

II ф а з а. Верхнеглоточные немного расходятся в стороны, одновременно втягиваясь в кожу нёба, и слегка поворачиваются наружу. Нижнеглоточные слегка опускаются вниз (рис. 2, *б*).

III ф а з а. Основное движение простое — поворот верхнеглоточных к глотке практически без линейного сдвига (рис. 2, *в*); точнее: после расхождения в стороны верхнеглоточные площадки сходятся к середине, одновременно энергично поворачиваясь назад (т. е. к глотке); при этом задняя часть верхнеглоточных площадок (сочлененные II и III пары) поворачивается сильнее (до 75—90°), а первая epipharyngeale меньше (до 45—60°). К концу II фазы иногда бывает заметен и слабый поворот задней части верхнеглоточных на внутреннее ребро — движение, как бы точнее направляющее пищу к узкой глотке.

IV ф а з а. Контрактурная пауза полностью отсутствует. Из крайнего положения III фазы (рис. 2, *в*) верхнеглоточные площадки без всякой задержки поворачиваются обратно в исходное положение покоя (I фаза, рис. 2, *а*).

Интересно, что кроме вышеописанного полного цикла движений неоднократно нами наблюдался и сокращенный (за счет выпадения II фазы) цикл движений — верхнеглоточные без расхождения в стороны производят 5—6 раз подряд быстрые повороты к глотке. Эти движения безусловно не случайны; они являются полной противоположностью контрактурной паузе хищников и приближаются по своему функциональному смыслу к еще более упрощенным поворотам верхнеглоточных гребенок у Blennius.

Глоточный аппарат Charax puntazzo по своему строению и функции весьма близок к вышеописанному виду, но в отличие от Sargus задний край III пары верхнеглоточных имеет по 5—6 крепких зубообразных отростков, направленных назад в глотку. Длина трех верхнеглоточных площадок составляет в среднем 15,9% l. c., ширина наибольшей из них — 7,5 l. c. Наибольшее расхождение в стороны верхнеглоточных — 10,4% l. c., продольный сдвиг (эта величина создается не за счет горизонтального движения, а в результате поворота epipharyngealia назад к глотке) составляет 12,6% l. c. Глотка узкая, диаметр ее при растяжении составляет около 28% l. c. Цикл движений глоточных зубов сходен с таковым у Sargus, также при полном отсутствии контрактурной паузы.

Рассмотренный материал позволяет установить определенное сходство в некоторых чертах строения и особенно функции глоточного аппарата Blennius и некоторых Sparidae, что дает основание для суждения об одном из направлений процесса адаптации глоточного аппарата и некоторых других органов рыб к растительноядности. Эти виды наиболее близки по своему типу питания к зоофагам, заглатывающим мелкие пищевые объекты или откушенные части их. Для ротового аппарата рассмотренных растительноядных рыб характерен маленький конечный рот с прочно сочлененными невыдвижными челюстями, которые вооружены часто сидящими однорядными зубами, приспособленными не для схватывания или удержания добычи, а для откусывания. Эти формы, в отличие от хищников и некоторых бентофагов, при питании не насыщаются за один прием (процесс их питания длителен и происходит в течение всего светлого времени суток); соответственно этому ротовая полость мала и объем ее не увеличивается заметно при раскрытии рта. Сама полость рта теряет вооружение — нет зубов на сошнике в нёбных костях, жаберные тычинки короткие и гладкие, так как не несут ни тонкой фильтрующей функции, ни роли ориентирования добычи во рту. Глотка узкая, тонкая, малорастяжимая. Глоточный аппарат Blennius и Charax имеет разный тип строения, но в рабочем (глотательном) дви-

жении этих форм имеется большое сходство. Глоточный аппарат Sargus и Charax еще мало специализирован, но тонкие шипообразные подвижно закрепленные зубы, незначительное расхождение верхнеглоточных в стороны во II фазе, минимальный продольный сдвиг, замененный при акте заглатывания поворотом epipharyngealia назад к глотке (III фаза),— все это говорит об упрощении функции глоточного аппарата ласкиря, сводящейся к простой передаче в глотку мелких кусков откушенной пищи.

Упрощение и специализация глоточного аппарата типично растительноядного Blennius идут значительно дальше. Вместо трех пар верхнеглоточных площадок с многочисленными зубами остается лишь одна узкая пластинка с одним рядом зубов. В работе их совсем исчезает обычный для рыб тип движения по плоскости (расхождение в стороны и продольный сдвиг), связанный с удержанием и энергичным проталкиванием добычи в глотку (II и III фазы); он заменяется простым, но многократно повторяемым поворотом верхнеглоточных к глотке без применения больших мускульных усилий. Специализация у Blennius захватывает и пищеварительные органы — происходит удлинение кишечника, полная редукция желудочной части и пилорических придатков, с чем должны быть связаны и изменения в характере ферментативных процессов.

Небезинтересно отметить, что описанное выше функциональное сходство обнаружено нами у рыб, довольно далеко отстоящих друг от друга в естественной системе — они относятся к разным и хорошо обособленным подотрядам [3]. Таким образом, нет основания целиком объяснять это сходство филогенетическим родством этих форм. Естественнее рассматривать сходные черты в работе глоточного аппарата Blennius и рассмотренных видов сем. Sparidae как аналогичную функциональную адаптацию, которая может независимо возникать у разных по происхождению групп рыб в процессе однородного приспособления их к сходному типу питания, в данном случае к растительноядности.

Выводы

1. Глоточный аппарат типично растительноядного вида Blennius sanguinolentus Pall., как и другие его органы, связанные с питанием, несет отчетливо выраженные черты приспособления к растительноядности — маленький невыдвижной рот с челюстями откусывающего типа, малая, лишенная зубного вооружения ротовая полость с ограниченной площадью гладкого бисерально-симметричного жаберного фильтра, узкая, малорастяжимая глотка, длинный кишечник, лишенный желудка и пилорических придатков, и т. д.

2. Основная активная часть глоточного аппарата — epipharyngealia редуцированы у Blennius до одной пары узких площадок со специализированным однорядным вооружением гребенкообразного типа. Работа их при заглатывании пищи заметно упрощена по сравнению со сложным четырехфазным движением хищников и даже по сравнению с полным трехфазным циклом зоофагов и сводится к простому движению — многократно повторяющемуся повороту граблевидных верхнеглоточных зубов вперед и наружу для подхватывания пищевых кусков и повороту их назад к глотке для подачи пищи в глотку. Это движение, упрощенное за счет полного выпадения IV фазы (контрактурная пауза) и сокращения III фазы (основное движение), можно охарактеризовать как неполное трехфазное.

3. Глоточный аппарат некоторых частично растительноядных Sparidae (Sargus, Charax) не столь специализирован и упрощен, однако в его работе, идущей по полному трехфазному типу зоофагов, наблюда-

ются сходные с Blennius функциональные изменения — редукция горизонтального движения (продольный сдвиг epipharyngealia, связанный с удержанием и энергичным проталкиванием пищи в глотку) и замена его поворотом верхнеглоточных назад к глотке, совершающимся без значительных мускульных усилий.

4. Вышеуказанное функциональное сходство, равно как и многие другие приспособительные изменения органов, связанных с питанием, повидимому, возникали в процессе эволюции независимо у разных по происхождению групп рыб-зоофагов в связи с адаптацией их к растительноядности.

Литература[3]

1. Андрияшев А. П., О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб, Зоологический журнал, XXIII, вып. 6, 1944.— 2. Андрияшев А. П., О работе глоточного аппарата у некоторых хищных пелагических рыб, Природа, 1945.— 3. Берг Л. С., Система рыбообразных и рыб, ископаемых и ныне живущих, Тр. Зоол. инст. АН СССР, V. 2.

ON THE DEGENERATION OF STRUCTURE AND FUNCTION OF THE PHARYNGEAL COMPLEX OF SOME PHYTOPHAGOUS FISHES

A. P. ANDRIASHEV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

In a previous article (Zool. Jour., vol. XXIII, fasc. 6) the methods of investigating the structure and function of the pharyngeal teeth in Teleosts were described; some data on Scorpaena porcus (L.) characterize this species as a bottom predacious fish. The present paper describes the specialized pharyngeal complex of a phytophagous species, i. e. Blennius sanguinolentus Pall., as well as of some partially phytophagous sparids (Sargus, Charax).

1. In Bl. sanguinolentus pharyngeals and other organs connected with feeding habits show a distinct adaptation to the phythophagy, i. e. small not protractile mouth with biting jaws, small toothless mouth cavity a small area of unarmed gill-filter of biserial-symmetrical type, narrow scarcely dilatent pharynx, long intestines deprived both of stomach and pyloric appendages etc.

2. The main functional part of the pharyngeal complex-epipharyngeals reduced in Blennius to a pair of narrow bone plates with a specialized comb of teeth set in one row. Their operation during the swallowing of food is distinctly simplified as compared with the complicated 4-phased movement in predacious or even with the complete 3-phased cycle of zoophagous fishes; these movements are simply turnings repeated over and over again, of rake-shaped epipharyngeals forward (and outward) to catch up pieces of food and their reversal turnings back to the pharynx to help food to it. The movement simplified by the fully abolished 4th phase (contraction interval) and shortened 3d phase (chief movement) may be characterized as an incomplete 3-phase cycle.

3. The pharyngeals of some partially phytophagous Sparidae [Sargus annularis (L.), Charax puntazzo (L.)] are not so much specialized and simplified, though in their operation according to the 3-phase type of zoopha-

---

[3] Подробности о литературе по строению и функции глоточных зубов рыб см. [1].

gous species («Kleintierfresser» of german authors) some functional changes similar to those of Blennius are to be found, i. e. reduction of the horizontal movement (longitudinal displacement of epipharyngeals) connected with the holding and forcing of pray into the pharynx, and its replacing with a turning of the epipharyngeals back to the pharynx which is done without any distinct muscular efforts.

4. The functional resemblance mentioned above as well as many other adaptive changes of organs connected with feeding habits seems to develope independently in different groups of zoophagous fishes due to their adaptation to the phytophagy.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

О ФАКТОРАХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ВЕЛИЧИНУ ПОГОЛОВЬЯ СТАДА ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ и П. Н. МОРОЗОВА

Лаборатория ихтиологии Московского государственного университета и Аральская рыбохозяйственная станция

Общеизвестно, что основными факторами, которые, вне влияния промысла, определяют численность поголовья стада животного, являются условия размножения и питания.

Эти факторы наиболее постоянно действуют и, повидимому, ими, или в совокупности или одним из них, определяется численность большинства видов рыб, а вероятно, и других животных. Поэтому естественно, что знание того, какой фактор лимитирует численность стада, весьма важно, ибо знание этого фактора позволяет ориентировать практические работы по повышению продуктивности водоема в нужном направлении. Когда численность вида определяется неблагоприятными условиями нереста, необходимо проведение мелиорации нерестилищ (в широком понимании); в том случае, если биомасса стада обусловливается недостаточностью кормов, необходима акклиматизация новых кормовых объектов или увеличение численности имеющихся в водоеме кормовых организмов через посредство его удобрения или иными способами.

В задачу данной статьи авторы поставили выяснить, какие факторы в Аральском море ограничивают поголовье стада промысловых рыб.

Как было показано одним из авторов [16], условия икрометания для большинства жилых промысловых рыб находятся в очень сильной зависимости от высоты стояния уровня моря. При понижении уровня площадь нерестилищ сильно сокращается и гидрологический режим на них, а также их доступность для производителей становятся гораздо хуже. Это подтверждается и непосредственными наблюдениями. Так, весной 1932 г. Никольский наблюдал в промысловых уловах промысла Джидда в дельте Сыр-дарьи уже после окончания нереста леща значительное количество особей этого вида с невыметанной икрой. То же наблюдалось и в 1943 г. в районе Каратерень. Здесь осенью неоднократно добывались лещи с невыметанной и начавшей перерождаться икрой. И непосредственные наблюдения на нерестилищах показывают резкие колебания в качестве нерестилищ в различные годы. Так, Дуплаков отмечает, что в 1920 и 1921 гг. в заливе Куймос происходил интенсивный нерест леща и сазана. В 1932 г., во время обследования Никольским, Куймос как лещевое в сазанье нерестилище почти полностью потерял свое значение. Та же картина наблюдалась и в 1943 г. Нерестилища в заливе Карачалан являлись в 1932 г. одними из основных в дельте Сыр-дарьи (обследование Г. В. Никольского); они сохраняли свое значение как нерестовые угодья и в 1935 г.[13]. Начиная с 1938—1939 гг., в результате ослабления поступления воды по протоку Бултыхай, режим Карачалана начал изменяться в сторону осолонения и уменьшения количества кислорода в воде. Весной 1943 г. Монастырский, обследовавший

карачаланское нерестилище, установил, что нереста в этом заливе почти не происходит и режим его для этого весьма неблагоприятен.

Близкая картина наблюдается и в дельте Аму-дарьи, где также располагаются основные нерестилища леща и где в различные годы их величина, режим на них и их доступность резко меняются.

Таким образом, урожайность молоди у рыб, нерестящихся на растительности, и в первую очередь тех из них, которые нерестятся поздно и откладывают икру на свежую растительность, резко колеблется по годам. Это подтверждается как анализом динамики уловов [16], так и изменением возрастного состава стада, происходящим в результате колебаний величины пополнения за различные годы.

Коротко говоря, условия икрометания очень сильно лимитируют поголовье стада основных промысловых рыб Арала и в первую очередь леща и сазана.

Посмотрим теперь, оказывает ли влияние величина кормовой базы на величину биомассы стада основных промысловых рыб Арала. О влиянии кормовой базы на рыб мы судим в первую очередь по изменению темпа роста в результате изменения плотности популяции.

Изменение плотности популяции не влияет на кормовые условия основных промысловых рыб Арала. На это указывает отсутствие изменений в темпе роста за различные годы, когда величина стада была различной. Так, например, для леща [11] с несомненностью удается установить, что даже запуск годов гражданской войны не повлиял на темп роста леща в сторону его замедления. В последующие годы также не удается обнаружить закономерных изменений. Так, например, рост леща на Урге в 1939 г. и на Муйнаке в 1941 гг. был следующий:

	l_1	l_2	l_3	l_4
Урга, — 1939	8,6	15,8	22,2	26,9
Муйнак, — 1941 . . .	8,9	16,2	22,4	27,9

Сходная картина наблюдается для леща и по северному району.

Для сазана постоянство темпа роста за различные годы уже отмечалось в литературе [18, 12]. На основании сравнения роста сазана по сборам 1919—21 и 1932—33 гг. также не удается обнаружить разницы.

Аналогичная картина получается и для воблы; и у нее не удается констатировать резкие изменения в темпе роста за отдельные годы [5].

Все это говорит в пользу того, что в Аральском море колебания численности стада основных промысловых рыб не изменяют напряженности внутривидовой пищевой конкуренции и это не отражается на росте рыб.

На то, что кормовая база не лимитирует темпа роста рыб Арала уже в течение длительного времени, указывает и сравнение средних размеров рыб в уловах в дельте Аму-дарьи около пяти тысячелетий тому назад с современными [17]. Подобное сходство средних размеров рыб в уловах с несомненностью указывает на сходство и темпа роста. Вычисление же отдельных приростов (к сожалению, полное расчисление темпа роста провести не удалось из-за плохой сохранности материала) показывает величины, близкие к таковым современных рыб Арала.

Следующим фактом, который говорит в пользу того, что кормовая база не влияет на биомассу стада рыб, является то, что при значительном сходстве состава пищевых объектов конкуренция из-за пищи не оказывается напряженной и рост рыб в результате также и межвидовой конкуренции не изменяется.

Интересно, что по темпу роста, упитанности и жирности перечисленные виды рыб Аральского моря имеют показатели, близкие к максимальным для этих видов.

Сравнение пищевых отношений между теми же видами в северном Каспии, в частности между воблой и лещом, показывает, что в Кас-

Удельный вес отдельных компонентов в пище рыб в Аральском море (по Никольскому [14]) (в процентах)

	Двустворчатые молюски	Хирономиды	Бокоплавы
Лещ	2,3	5,25	69,06
Сазан	25,2	1,01	0,01
Вобла	26,32	0,01	32,8
Белоглазка	0,02	33,6	65,45

лии [21] при значительном совпадении в объектах питания интенсивность межвидовой конкуренции весьма увеличивается.

Косвенным доказательством большего благополучия в условиях питания в Арале по сравнению с Каспием и Азовским морем может служить то, что общие индексы наполнения у леща, например, в Арале в нагульное время выше, чем в Азовском море и Каспии [3, 7].

Таким образом, все изложенное заставляет притти к выводу, что кормовая база не является в Аральском море тем фактором, который лимитирует величину биомассы стада основных промысловых рыб, в первую очередь леща и сазана, и кормовые условия для них в Аральском море весьма благоприятны.

Изложенные соображения позволяют сделать ряд выводов практического порядка. Для увеличения численности основных промысловых рыб Арала надо итти в первую очередь путем мелиорации нерестилищ, путем увеличения их проточности и облегчения доступа к ним. Одним из авторов настоящей статьи с 1932 по 1940 г. было сделано несколько предложений по мелиорации, главным образом придельтовых нерестилищ. Два из этих предложений, поддержанные сотрудниками ВНИРО Г. Н. Монастырским и В. Н. Тихоновым, а именно — увеличение проточности Карачалана и Куйлюса, были осуществлены Аральским управлением регулирования рыболовства, рыбоводства и мелиорации, и в частности, Карачалан в результате проведенных мелиоративных работ в 1944 г. восстановился уже как основное нерестилище дельты Сырдарьи (отчет Е. В. Потехиной [19]).

В 1944 г. в южной, западной и северной частях залива был интенсивный нерест; икра откладывалась главным образом на плавающие стебли рдестов и перистолистника, под скоплениями которых вскоре после нереста леща было обнаружено большое количество его личинок.

Улучшение нерестилищ за счет увеличения их проточности с несколько бо́льшими затратами может быть осуществлено и в районе устья Куван-дарьи. Здесь, как было еще в 1913 г. предложено Смирновым, необходимо проведение ее обваловывания в верхней части и, как предлагалось нами [14], усиление сброса в Куван-дарью отработанных после орошения посевов вод Черкейлинского канала.

Ряд мероприятий по мелиорации нерестилищ возможен и в дельте Аму-дарьи. Необходимость мелиоративных работ сейчас встает с особой остротой в связи с усиленным ирригационным строительством в бассейне Аральского моря.

Что касается кормовой базы, то на ближайшее время, нам кажется, кормовая база вполне обеспечивает то поголовье, которое может развиться при существующих нерестилищах. С началом же сильного осолонения и сокращением площади Арала описанные нами закономерности будут коренным образом нарушены и, очевидно, ихтиофауну Арала из пресноводной придется путем акклиматизационных мероприятий превращать в солоноватоводную. Однако разработка плана реконструкции фауны Арала может быть осуществлена лишь после проработки водного баланса этого водоема.

1. Авторы считают, что главнейшим фактором, который лимитирует величину биомассы стада основных промысловых рыб Арала, являются условия нереста (величина нерестовых площадей, их гидрологический режим и доступность для производителей).

2. Запасы пищевых организмов для рыб полностью обеспечивают существование имеющегося количества основных промысловых видов.

3. Для сохранения поголовья стада промысловых рыб Арала в первую очередь необходимо обеспечение благоприятных условий нереста, т. е. проведение мелиоративных работ на нерестилищах.

4. Осуществление акклиматизации кормовых объектов для рыб на ближайшие годы не вызывается необходимостью.

5. При резком изменении режима Арала в результате увеличения поливных площадей в его бассейне и уменьшения стока, видимо, понадобятся большие работы по реконструкции фауны рыб из пресноводной в солоноватоводную.

Литература

1. Берг Л. С., О периодичности в размножении и распространении рыб, Сборн. в честь акад. Вернадского, 1936.— 2. Волк А. М., Никольский Г. В. и Фенюк В. Ф., Материалы по гидрофауне Сыр-дарьи в связи с ирригационным строительством, рукопись, 1940.— 3. Воробьев В. П., Питание леща Азовского моря, Зоологический журнал, № 1, 1937.— 4. Гидротехнические работы в Туркестане, ежегодник Отдела земельных улучшений, годы III, IV и V, 1913—1914.— 5. Гладков Н. А., Материалы по биологии и промыслу аральской воблы, Тр. Аральск. рыбохоз. станции, IV, 1935.— 6. Кагановский А. Т., Материалы к познанию аральского леща, Изв. Отд. прикл. ихт., V, вып. 2, 1927.— 7. Комарова И. В., Питание леща сев. Каспия, рукопись.— 8. Куличенко И. И., Бентос Аральского моря, диссерт., рукопись, 1943.— 9. Маркун М. И., Материалы по росту и систематике Аральского леща, Изв. Отд. прикл. ихт., IX, вып. 2, 1929.— 10. Маркун М. И., Аральская шемая, Тр. Аральской рыбохоз. ст., IV, 1935.— 11. Морозова П. Н., Лещ Аральского моря, диссерт., рукопись, 1943.— 12. Никольский Г. В., Аральский сазан, Тр. Аральск. рыбохоз. ст., III, 1934.— 13. Никольский Г. В. и Гладков Н. А., Биология молоди промысловых рыб в дельтах Сыр- и Аму-дарьи, рукопись, 1935.— 14. Никольский Г. В., Рыбы Аральского моря, 1940.— 15. Никольский Г. В., Влияние гидростроительства на Сыр-дарье на ее ихтиофауну, рукопись, 1940.— 16. Никольский Г. В., О периодических колебаниях численности промысловых рыб Аральского моря и факторах, их определяющих, Зоологический журнал, вып. 1, 1944.— 17. Никольский Г. В. и Радаков Д. В., К истории ихтиофауны Средней Азии, Зоологический журнал, вып. 1, 1946.— 18. Пожалуева Е. В., Материалы по возрасту и темпу роста Аральского сазана, Тр. Научн. ин-та рыбн. хоз., III, вып. 2, 1928.— 19. Потехина Е. В., Отчет о результатах обследования условий нереста в заливе Карачалан в 1944 г., рукопись, 1945.— 20. Филатов Д. П. и Дуплаков С. Н., Материалы к изучению рыб Аральского моря. Бюлл. Ср.-аз. гос. ун-та, № 15, 1927.— 21. Шорыгин А. А., Питание и пищевые отношения некоторых бентофагов северного Каспия, дисс., 1939.

ON FACTORS DETERMINING THE POPULATION SIZE OF MAIN FOOD FISHES IN THE ARAL SEA

G. NIKOLSKY and P. MOROSOVA

Zoological Institute of the State University of Moscow and the Aral sea Station of Fisheries

Summary

The main factors limiting the population size of most important food fishes in the Aral sea are the conditions of spawning (the size of the spawning areas, their hydrological conditions and the fitness of the former ones for spawners).

The quantity of organisms consumed by fishes is perfectly satisfactory to support the existence of the stock of main food species which is shown by the stability and high growth rate, food conditions and by a number of other features of the Aral fish fauna.

For the maintenance of the stable population size of the food fishes in the Aral sea it is necessary to improve their spawning grounds. There is no need in the introduction of new food organisms for the nearest future.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

К ВОПРОСУ О ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ ЮГА АРАЛЬСКОГО МОРЯ

М. А. ЛЕТИЧЕВСКИЙ

Волго-Каспийская научная рыбохозяйственная станция ВНИРО

Настоящая статья является результатом обработки материалов по плодовитости рыб второстепенного промыслового значения — щуки, чехони, белоглазки, язя, окуня и, частично, жереха — юга Аральского моря, собранных на рыбозаводе Муйнак в течение весны 1943 г. Сбор производился с таким расчетом, чтобы по возможности охватить максимум разноразмерных и весовых групп, в особенности мелких особей, и тем самым установить возраст полового созревания каждого вида.

Дата сбора, количество и зрелость половых продуктов рыб в момент поимки приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Вид рыбы	Колич. самок	Дата сбора	Стадия зрелости половых продуктов
Щука	122	15—20.III	IV
Чехонь	100	16—25.IV	IV
Белоглазка	90	3—25.IV	IV
Язь	80	15.IV	IV
Окунь	84	12.IV	IV
Жерах	2	15.III	IV—V

Методика работы в основном заключалась в индивидуальном измерении и взвешивании тела самок и яичников — ястыков. Для получения общей плодовитости ястыка бралась навеска в 1 г, число икринок в которой помножалось на вес ястыка. Для определения возраста рыб нами также собрана чешуя исследованных особей. Промеры икринок производились под микроскопом с окуляр-микрометром, при объективе 10 · 0,3 фабрики «Геофизика».

Созревание и плодовитость щуки (Esox lucius L.)

Наш материал показал, что около 30% обработанных нами половозрелых щук в IV стадии были двухлетки. Это позволяет нам сделать заключение, что если не все, то значительный процент самок щуки, обитающих на юге Аральского моря, становится половозрелым по достижении двухлетнего возраста.

Абсолютная плодовитость 122 самок щуки в зависимости от длины и веса тела, а также возраста иллюстрируется в табл. 2.

Исследования плодовитости различных видов рыб во многих бассейнах показали, что она не остается постоянной; наоборот, по мере роста рыбы увеличивается и число икринок. Эта закономерность отмечена также и у щуки Арала; с возрастанием размера, веса и возраста соответственно повышается и абсолютная плодовитость. Вес икры в IV стадии в процентах веса тела щуки варьирует от 9,3 до 18,7, в среднем 14,9%. Число икринок в 1 г — 117—133, в среднем — 122 шт.

Насколько плодовитость щуки Арала резко отличается от таковой дельты Волги, можно иллюстрировать табл. 3.

Таблица 2

Абсолютная плодовитость щуки											
Длина тела в см	Число икринок в тысячах			Вес тела в г	Число икринок в тысячах			Возраст в годах	Число икринок в тысячах		
	мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.
26—30	1,3	5,4	3,0	1—250	1,3	3,6	2,5	2	1,3	9,9	4,4
31—35	2,1	9,9	5,4	251—500	2,1	11,6	5,7	3	2,2	18,7	7,1
36—40	2,3	12,0	8,3	501—750	2,2	12,0	8,4	4	6,7	27,6	12,5
41—45	2,6	27,6	13,2	751—1000	5,6	27,6	15,1	5	7,1	42,9	18,2
46—50	4,1	32,9	24,6	1001—1250	5,7	35,6	25,7	6	21,1	45,6	27,2
51—55	21,1	49,9	26,8	1251—1500	21,1	49,9	31,1	7	32,9	48,0	38,0
56—60	43,0	43,0	43,9	2250	43,0	43,0	43,0	—	—	—	—
Среднее . .	10,9	25,8	17,8	—	11,7	26,2	18,8	—	11,9	32,1	17,9

Таблица 3

Длина тела в см	Средняя абсолютная плодовитость в шт.		Длина тела в см	Средняя абсолютная плодовитость в шт. по Щетининой [2]
	по Киселевичу [2]	по нашим данным		
36—40	16 580	8 287	30—39	17 581
41—45	31 244	13 209	40—49	29 637
46—50	43 733	24 644	50—59	57 586
51—55	59 873	26 771	60—69	91 415
56—50	79 670	43 050	70—79	143 806

Плодовитость щуки Арала почти на 45—50% ниже плодовитости щуки дельты Волги. Плодовитость щуки Днепра, колеблющаяся от 2360 до 62 200 икринок, больше приближается к нашим цифрам. К сожалению, они не столь показательны, так как выведены всего лишь по семи экземплярам.

Созревание и плодовитость окуня (Perca fluviatilis L.)

Наш материал показал, что 30% половозрелых самок окуня в IV стадии были трехлетки, и поэтому мы заключаем, что окунь на юге Арала созревает на третьем году.

Результат подсчета абсолютной плодовитости 84 самок окуня в зависимости от длины и веса тела, а также возраста сведен в табл. 4.

Таблица 4

Абсолютная плодовитость окуня											
Длина тела в см	Число икринок в тысячах			Вес тела в г	Число икринок в тысячах			Возраст в годах	Число икринок в тысячах		
	мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.
13—15	7,6	18,0	11,8	50—100	7,6	18,0	11,9	3	7,6	20,4	11,7
16—18	11,2	24,3	16,5	101—150	12,2	23,7	17,2	4	11,3	23,4	16,3
19—21	14,5	35,2	24,7	151—200	14,5	33,0	23,7	5	14,5	33,0	24,2
22—24	26,7	46,9	35,6	201—250	19,5	35,3	27,0	6	26,7	36,9	34,4
—	—	—	—	301—350	31,7	46,9	41,5	—	—	—	—
Среднее . .	15,0	31,0	22,0	—	17,1	31,4	24,3	—	15,0	30,9	21,8

Как и у прочих рыб, увеличение размера, веса и возраста сопровождается повышением абсолютной плодовитости окуня. Вес икры в процентах от веса тела выражается в 16,7—19,4, в среднем — 17,9%. По Мейену [3], зрелый яичник окуня составляет в среднем 26,4% общего веса рыбы. Количество икринок в 1 г колеблется от 758 до 806, в среднем — 780 шт.

Для сравнения плодовитости окуня Арала с окунем других бассейнов мы воспользуемся наиболее полными данными Киселевича [2] по дельте р. Волги (табл. 5).

Таблица 5

Длина окуня в см	Среднее количество икринок в шт.	
	по Киселевичу	по нашим данным
10—15	—	11 781
16—20	32 930	18 349
21—25	55 322	29 395
26—30	77 084	—
31—35	151 045	—
Среднее . . .	60 925	19 842

В условиях дельты Волги окунь растет более интенсивно, достигая длины более 35 см. Никольский [4] отмечает, что взрослые окуни Арала имеют от 15 до 24 см длины, в среднем — 18—20 см. Несмотря на тщательные поиски, нам ни разу не удавалось найти окуня крупнее 25 см. Естественно, что у более интенсивно растущего окуня дельты Волги плодовитость почти вдвое больше, чем у окуня на юге Аральского моря. Аналогичное явление отмечено также и в отношении щуки сравниваемых бассейнов.

Мы не располагаем достаточным материалом для объяснения столь интересного факта. Однако нужно полагать, что более низкая плодовитость хищных рыб (щуки и окуня) юга Арала объясняется преимущественно менее благоприятными условиями питания, чем в дельте Волги.

По вопросу о роли факта питания в повышении плодовитости рыб можно указать на опыты Раваре-Ваттель (Ravaret-Wattel) над палией, Salvelinus fontinalis, приводимые в работе Суворова [6]. Опыты показали, что при прочих равных условиях самка с наиболее обильным питанием (искусственный подкорм) приносила 910 зрелых икринок, при кормлении половинной порцией — давала 520, а при одной четверти пищевого рациона — всего только 405 икринок.

В дельте Волги хищные рыбы (щука и окунь), пользуясь обильным выносом и скатом молоди с огромной ильменно-полойной площади, продолжающимся ежегодно почти с начала мая по август, имеют исключительно большие возможности сравнительно легко добывать пищу и расти более интенсивно. Это, естественно, сказывается увеличением размера и веса тела щуки и окуня, сопровождающимся соответствующим повышением абсолютной плодовитости.

Созревание и плодовитость чехони (Pelecus cultratus L.)

Наш материал показал, что 13% половозрелых самок чехони в IV стадии были трехлетки, и поэтому мы заключаем, что чехонь юга Арала, как об этом указывает и Никольский [4], созревает на третьем году.

Абсолютная плодовитость 100 самок чехони в зависимости от длины, веса и возраста приводится в табл. 6.

И у чехони количество икринок увеличивается пропорционально длине, возрасту и весу.

По мере роста чехони вес икры в процентах от веса тела понижается с 11,8 до 8,6 г, а количество икринок в 1 г с 1494 падает до 1270 шт. То же самое отмечает Тихонов [8] у чехони Азовского моря. Аналогич-

Таблица 6

Длина тела в см	Число икринок в тысячах			Вес тела в г	Число икринок в тысячах			Возраст в годах	Число икринок в тысячах		
	мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.
21—23	10,6	22,8	17,1	50—150	10,6	24,0	18,8	3	10,6	35,8	23,4
24—26	14,9	25,9	23,8	151—250	15,1	55,7	29,6	4	15,1	36,3	26,9
27—29	15,1	55,7	31,0	251—350	18,8	59,2	37,1	5	18,8	49,3	32,7
30—32	18,9	59,2	35,1	351—450	28,5	59,7	37,4	6	20,4	59,2	41,3
33—35	21,8	59,3	38,0	—	—	—	—	7	36,7	59,7	41,5
Среднее . . .	16,2	44,6	29,0	—	18,2	49,6	30,7	—	20,3	47,9	33,2

ное явление отмечено также Терещенко [7] в отношении леща и Скориковым [5] в отношении осетровых Волго-Каспийского района.

Для сравнительной характеристики плодовитости чехони юга Аральского моря с чехонью других бассейнов воспользуемся наиболее полными материалами Тихонова по чехони Азовского моря. В интересах сокращения цифрового материала мы ограничимся лишь сравнением средней абсолютной плодовитости чехони (табл. 7).

Таблица 7

Длина чехони в см	Среднее колич. икринок в тысячах		Вес чехони в г	Среднее колич. икринок в тысячах		Возраст в годах	Среднее колич. икринок в тысячах	
	по Тихонову	по нашим данным		по Тихонову	по нашим данным		по Тихонову	по нашим данным
27—29	10,0	31,0	151—250	10,0	29,6	3	20,0	23,4
30—32	13,0	35,0	251—350	20,0	37,1	4	27,4	26,9
33—35	15,0	38,0	351—450	31,0	37,4	5	38,5	32,7
—	—	—	—	—	—	6	44,9	41,3

Сравнение по размерным и весовым группам показывает, что плодовитость чехони Азовского моря почти в 1,5—3 раза ниже аральской, а когда сравнение производится по возрастным показателям, то получается наоборот. Объяснением этому интересному факту могут являться материалы, помещаемые в табл. 8, из которых видно, что размер тела одновозрастных групп чехони Азовского моря выше, чем у чехони юга Аральского моря. Естественно, что и производительная способность у более крупных особей будет соответственно выше.

Таблица 8

Возраст чехони в годах	Длина тела в см	
	по Тихонову	по нашим данным
3	25,5	26
4	30,3	28
5	32,8	30
6	35,1	32

Однако незначительное увеличение плодовитости чехони Азовского моря имеет место лишь у старших возрастных групп 4—6-леток. Чехонь юга Аральского моря в трехлетнем возрасте по размеру тела и плодовитости выше азовской. Этого и следовало ожидать, так как величина икринок, т. е. количество икры в 1 г аральской чехони, больше почти вдвое (1494—1270), чем у чехони Азовского моря (690—582).

Созревание и плодовитость белоглазки (Abramis sapa aralensis Tiapkin)

В нашем материале не было ни одной самки со зрелыми половыми продуктами моложе четырех лет, поэтому мы заключаем, что аральская белоглазка созревает на четвертом году.

Результат подсчета абсолютной плодовитости 90 самок белоглазки в зависимости от длины, веса и возраста сведен в табл. 9.

Таблица 9

Длина тела в см	Число икринок в тысячах			Вес тела в г	Число икринок в тысячах			Возраст в годах	Число икринок в тысячах		
	мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.
21—23	11,2	12,7	12,1	101—200	11,2	12,8	11,9	4	11,2	16,0	13,1
24—26	12,5	28,9	19,1	201—300	12,1	23,3	17,0	5	12,5	39,6	24,0
27—29	14,7	39,6	27,1	301—400	17,8	34,5	26,5	6	19,0	39,7	29,7
30—32	31,4	41,7	37,6	401—500	14,8	39,6	29,0	7	31,6	39,7	37,4
—	—	—	—	501—600	35,8	41,7	39,1	8	39,8	41,7	40,6

Вес икры в процентах от веса тела колеблется от 14 до 19,4, в среднем — 17,4%. У более старых возрастных групп количество икринок в 1 г меньше, чем у молодых, и выражается цифрой 428—374, в среднем — 396 шт.

Созревание и плодовитость туркестанского язя (Leuciscus idus oxianus Kessl.)

Из 80 исследованных нами самок лишь три экземпляра в IV стадии зрелости были трехлетками. Поэтому мы заключаем, что, как отмечает и Никольский [4], язь в основной массе становится половозрелым на четвертом, а некоторая часть на третьем году.

Абсолютная плодовитость 80 самок язя в зависимости от длины, веса и возраста приводится в табл. 10.

Таблица 10

Длина тела в см	Число икринок в тысячах			Вес тела в г	Число икринок в тысячах			Возраст в годах	Число икринок в тысячах		
	мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн
15—20	16,4	26,7	20,3	101—200	16,4	26,1	18,8	3	17,0	30,3	20,7
21—25	16,5	61,2	34,2	201—300	16,3	63,6	25,8	4	15,2	47,4	24,5
26—30	55,9	92,2	71,8	301—400	23,5	63,6	42,0	5	16,4	89,4	38,8
31—35	97,7	136,9	109,9	401—500	53,4	82,1	64,2	6	52,6	92,9	66,8
—	—	—	—	501—600	61,9	92,9	77,9	7	67,3	136,9	99,0
—	—	—	—	601—700	102,9	102,5	86,2	—	—	—	—
—	—	—	—	701—800	109,9	102,9	87,2	—	—	—	—
—	—	—	—	801—900	136,9	136,9	136,9	—	—	—	—
Среднее . . .	46,6	79,4	59,0	—	64,3	85,5	67,4	—	33,7	[illegible]	[illegible]

Туркестанский язь является наиболее плодовитым. Количество икринок у отдельных самок достигает 136 900 шт. Вес икры в процентах от веса тела колеблется от 16,3 до 21,2, в среднем — 19,3%. Количество икринок в 1 г достигает 673—703, в среднем — 683 шт.

Плодовитость жереха (Aspius aspius iblioides Kessl.)

Тщательные поиски зрелых самок жереха в течение марта и первой половины апреля не дали никаких результатов. На плотах рыбоза-

водов и приемках в небольшом количестве встречались лишь одни самцы. Всего за $1^1/_2$ месяца мы воспользовались двумя самками IV—V стадии зрелости, абсолютная плодовитость которых приводится в табл. 11.

Таблица 11

Возраст в годах	Длина тела в см	Вес тела в г	Вес ястыков в г	Колич. икринок в 1 г	Абсолютная плодовитость в шт.
7	58	2970	386	374	144 360
6	50	2050	290	401	116 000

Выводы

1. Установленная закономерность, что абсолютная плодовитость увеличивается пропорционально длине, возрасту и весу рыбы, отмечена также и у щуки, окуня, чехони, белоглазки и язя Аральского моря.

2. У исследуемых рыб юга Арала половозрелость наступает: у щуки в двухлетнем возрасте, окуня и чехони — в возрасте трех лет, у белоглазки на четвертом году, язя, в основной массе,— на четвертом году.

3. По сравнению с щукой и окунем дельты Волги эти же рыбы на юге Арала выделяются исключительно низкой плодовитостью, вызываемой, повидимому, менее благоприятными условиями питания.

4. Наличие у чехони икринок с различным диаметром и весом приводит предположению, что у этого вида рыбы на юге Арала имеет место порционное икрометание.

Литература

1. Дрягин П. А., Рыбы внутренних водоемов СССР, Справочник по рыбн. хоз. малых водоемов, Сельхозгиз, М.— Л., 1934.— 2. Киселевич К. А., Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 г., Тр. Астрах. ихтиол. лабор., т. VI, вып. 1, Астрахань, 1924.— 3. Мейен В. А., К вопросу о годовом цикле изменения яичников костистых рыб, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1939.— 4. Никольский Г. В., Рыбы Аральского моря, Моск. об-во испыт. природы, отд. зоол., вып. I (XVI), М., 1940.— 5. Скориков А. С., К плодовитости осетровых, Вестн. рыбопром., № 2, 1911.— 6. Суворов Е. К., Основы общей ихтиологии, Л., 1940.— 7. Терещенко К. К., Лещ Каспийско-Волжского района, Тр. Астрах. ихтиол. лабор., IV, вып. 2, М., 1917.— 8. Тихонов В. Н., Чехонь бассейна Азовского моря, Тр. Азовско-Черноморск. научно-промысл. экспедиции, вып. III, М., 1928.— 9. Щетинина Л., Щука Волго-Каспийского района, рукопись, В.-К. рыбхозстанции.

FISH FERTILITY IN THE SOUTHERN PART OF ARAL SEA

M. A. LETICHEVSKY

Volga-Caspian Fishery Station, Institute of Marine Fisheries and Oceanography

Summary

(1) The maturity of fishes in the southern part of Aral sea is reached at the following age: Esox lucius — 2 years, Perca fluviatilis — 3 years, Pelecus cultratus — 3 years, Abramis sapa — 4 years, Leuciscus idus — 4 years.

(2) Comparing E. lucius and P. fluviatilis in the Volga-delta and the southern part of Aral sea an extermely low fertility due very likely to less favourable food resources is observed in the latter case.

(3) The presence in P. cultratus of eggs with different diameters and weights permits to put forward a hypothesis that this fish has a repeated spawning.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

К ВОПРОСУ О ХОДЕ ОПОРОЖНЕНИЯ ЖЕЛУДКА У ПТИЦ

Л. К. ШАПОШНИКОВ

Институт зоологии Московского государственного университета

По данным Зверева [1] и Павлова, Мантейфеля [2] и Ляпунова, животные корма, после того как они съедены птицей, исчезают из ее желудка буквально через несколько минут. Эксперименты дали, например, такие результаты: мучные хрущи (Tenebrio moliter) эвакуировались из желудка курицы уже спустя 10 минут после их потребления, дождевые черви — спустя 2—5 минут (Павлов), рыба с чешуей в желудке уток — спустя 8—12 минут (Мантейфель и Ляпунов).

С другой стороны Клейнер (Kleiner [4]) установил, что скорость прохождения животной пищи через пищевод и желудок птиц измеряется часами. Так, у курицы наземные и водные ракушки исчезают из желудка приблизительно через 12 часов после того, как они съедены.

Не вдаваясь в критику тех и других опытов, укажем, что как ни будет методически безупречен эксперимент, он дает нам в лучшем случае картину скорости опорожнения желудков у птиц, домашних или диких, содержащихся в неволе, т. е. в условиях, отличных от естественных условий обитания вида. С какой быстротой протекает процесс опорожнения желудков у птиц в природе? Постановка такого вопроса интересна в связи с тем, что данные многочисленных исследований питания птиц по содержимому желудков поставлены некоторыми авторами [1] под сомнение.

В основу сообщения легли результаты взвешивания сухого содержимого 52 желудков кроншнепов и кречеток, добытых на водоемах Наурзумского заповедника в июле — августе 1937—1939 гг.

Кроншнепы (Numenius arquatus) и кречетки (Chettusia gregaria) во второй половине лета в Наурзумском заповеднике обычно в утренние и вечерние часы дня кормятся в степи, а время с 9—10 ч. до 17—18 ч. они проводят на водоемах. Так бывает в жаркие и сухие дни. В холодные и дождливые дни кроншнепы и кречетки на водоемах могут совсем не появляться или посещают их в неопределенные часы. Кулики, желудки которых были использованы для настоящих исследований, добыты в жаркие дни.

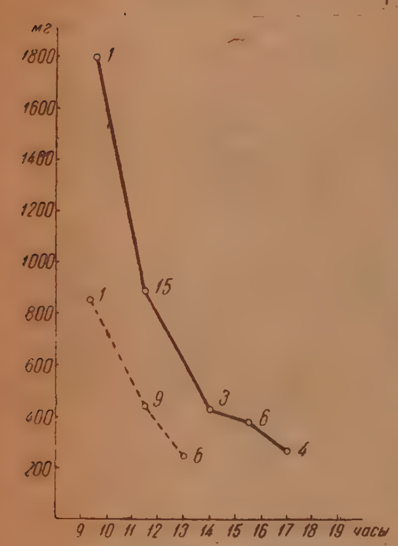
Кроншнеп и кречетка в условиях Наурзумского заповедника представляют своеобразную экологическую группу среди куликов. Кормятся они наземными беспозвоночными, которых добывают в степи. На водоеме, в противоположность другим куликам, они не кормятся, а прилетают сюда для того, чтобы переждать у воды жаркое время дня и утолить жажду. Это подтверждают наши непосредственные наблюдения и данные по питанию куликов (см. таблицу).

Из 63 исследованных желудков кроншнепов только в одном мы нашли единственный водный организм — личинку львинки (Stratiomys). В 46 желудках кречеток водных организмов не было. Для сравнения в таблице приведены данные по питанию чибиса и веретенника.

Особенность поведения и питания кроншнепов и кречеток дает возможность проследить, как происходит опорожнение желудков этих куликов в течение времени их пребывания на водоеме (см. рисунок).

Встречаемость водных и наземных беспозвоночных в желудках куликов

Вид	Число исследованных желудков	Процент встречаемости	
		Водные беспозвоночные (Crustacea, Mollusca, Insecta)	Наземные беспозвоночные (Insecta и др.)
Numenius arquatus . . .	63	1,6	98,4
Chettusia gregaria . . .	46	—	100
Vanellus vanellus . . .	28	53,6	96,4
Limosa limosa	37	64,8	51,3



Изменение веса содержимого желудков кроншнепов (сплошная линия) и кречеток (пунктир) за время пребывания их на водоеме

Точки, отложенные на графике, соответствуют среднему весу сухого содержимого (без минеральных примесей) желудков кроншнепов и кречеток, убитых на водоемах в различные часы дня. Цифры около точек означают число исследованных желудков куликов, убитых в соответствующие часы. Кривые иллюстрируют постепенное уменьшение среднего веса содержимого желудков ко времени отлета куликов с водоема на кормежку в степь. Они показывают, что спустя 7—8 часов после того, как кулики прилетели на водоем с кормежки, желудки их еще содержат остатки насекомых.

Максимально наполненные желудки мы нашли у куликов, которые были добыты тотчас же после прилета их на водоем для ночевки (около 21 часа). Средний вес сухого содержимого (без минеральных примесей) семи исследованных желудков кроншнепов составлял 2200 мг.

На основании изложенного мы можем сделать вывод, что опорожнение наполненных насекомыми желудков кроншнепа и кречетки растягивается на срок более 7—8 часов.

Литература

1. Зверев М. Д., Питание птиц и методика его исследования, Природа, № 8, 1939.— 2. Мантейфель П. А., Рассказы натуралиста, 1939.— 3. Шапошников Л. К., Питание куликов Наурзумского заповедника, рукопись, 1940.— 4. Kleiner A., Über die Conchylion-Aufnahme der Vögel, Lisboa, 1937.

CONTRIBUTIONS TO THE STUDY OF DIGESTION RATE IN BIRDS

L. K. SHAPOSHNIKOV

Institute of Zoology of the State University of Moscow

Summary

(1) 52 stomachs of Numenius arquatus and Chettusia gregaria collected at different day hours on waters of the Naursum state reservation in July — August of the years 1937—1939 were studied in regard to their dry weight content.

(2) The emptying of stomachs filled by jnsects takes places during a period of 7—8 hours. This confirms Kleiner's experiments (1937) which show that animal food passes the bird stomach within a few hours.

(3) The study of stomach content of insectivorous birds may give a safe knowledge of their nutrition.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

МАТЕРИАЛЫ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ЧИСЛЕННОСТИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНЫХ РАЙНОВ РСФСР В 1943—1944 гг.

И. М. ОЛИГЕР

Санэпидлаборатория (начальник — А. И. Волков)

I. Место, периоды и методика исследований

В течение лета и осени 1943 г. (с июля по ноябрь) и в мае—июне 1944 г. нами производился количественный и видовой учет мышевидных грызунов в нескольких смежных районах Великолукской, Смоленской, Витебской и Полоцкой областей.

В 1943 г. обследование производилось с 12 июля по 4 августа в г. Великие Луки и его окрестностях, с 15 по 30 августа в Ильинском районе Великолукской области, с 31 августа по 30 сентября — в Духовщинском районе Смоленской области, с 12 по 30 октября — в Невельском районе Великолукской области, с 11 ноября по 4 декабря — в Ильинском районе Великолукской области; в 1944 г. — с 20 мая по 12 июня в Полоцком районе Полоцкой области и с 18 июня по 7 июля — в Городокском районе Витебской области.

Сбор грызунов производился при ближайшем участии К. Я. Багаева, которому автор приносит искреннюю благодарность.

Общее описание местности

Местность слабо пересеченная. Значительная площадь занята лесами, преимущественно смешанными, елово-лиственными. Много обширных моховых болот. Всюду по полям встречаются валуны.

Все обследованные пункты являлись местами боевых действий или в прошлом или во время исследования. Большинство зданий совершенно разрушено или сожжено. Так, например, в таком крупном городе, как Великие Луки, из 5000 домов осталось не более 100, более или менее пригодных для жилья, от большинства же кварталов остался лишь лес труб.

От многих сельских населенных пунктов также остались лишь одни развалины. При этом в тех местах, где немцы отступали медленно, сожжеными оказались все деревни подряд на большом расстоянии. В районе переднего края обороны было характерным наличие неубранных посевов ржи, тянущихся вдоль всей линии фронта полосой шириною в 2—5 км.

Методика обследования

Учет производился путем отлова грызунов ловушками-давилками «Геро». Приманкой служила корочка поджаренного ржаного хлеба. Осмотр производился раз в сутки. Обычно ловушки оставлялись на одном месте в течение двух суток. В каждом пункте выбирались наиболее характерные для данной местности стации и в них ставились ловушки. Весь отлов по каждому пункту продолжался в среднем 2—4 суток. Данные, полученные по одним и тем же стациям из различных пунктов, суммировались, и подсчитывалось количество грызунов в процентах к общему числу ловушко-суток.

Обследованные стации

1. Дома. В эту стацию мною были включены не только жилые постройки, но также и бани, амбары, сараи и пр. Это было сделано потому, что в большинстве случаев все они также являлись жилыми, поскольку в обследованных местах жилые дома были в значительной степени сожжены или разрушены.

2. Блиндажи. Под названием «блиндажи» объединены все дерево-земляные постройки этого типа, независимо от их величины, давности постройки и местонахождения. Конечно, в старых блиндажах грызунов должно бы быть больше, однако данные о сроках постройки имелись очень редко. Что касается местонахождения, то, казалось бы, видовой состав должен зависеть от окружающей местности. Однако во всех блиндажах, независимо от месторасположения, в основном оказались домовые мыши. Поэтому я и счел возможным объединить все блиндажи в одну группу.

3. Усадьба. Под этим названием я понимаю приусадебные участки, огороды, заросли сорняков вдоль изгородей, развалины сараев, небольшие кучки соломы, короче — всю местность внутри населенного пункта, за исключением жилых построек. Кроме того, в пределах этой стации была выделена еще подстация — бурьян. Сюда входят заросли различных сорняков, по преимуществу лебеды, чернобыльника и лопуха, выросших на месте разрушенных населенных пунктов. Что этот тип следует выделить особо, явствует из примера г. Великие Луки. Здесь в июле — августе 1943 г. имелась почти сплошная, в несколько квадратных километров, заросль буйно разросшегося бурьяна. То же самое наблюдалось и во всех разрушенных сельских населенных пунктах, где на месте домов, дворов и огородов выросли сплошные заросли бурьяна.

4. Солома. Под этим названием фигурировали скирды из снопов зерновых культур, по преимуществу ржи, а также большие кучи обмолоченной соломы на токах возле деревень.

5. Рожь. Эта стация — поля ржи — обследовалась до окончания уборки или вскоре после нее. Поскольку рожь в прифронтовой полосе убиралась очень поздно, а в районе передовой — совсем не убиралась, учет в ней производился до сентября месяца.

6. Луг и залежи. Вследствие того, что многие участки полей не обрабатывались уже в течение двух лет, они сильно заросли сорняками, и эти участки объединены мной с сенокосными лугами.

7. Кустарники. Сюда вошли все более или менее значительные группы кустов — мелкой березы, осины, ольхи, расположенные как в низинах, у водоемов, так и на водоразделах, а также опушки лесов.

8. Лес. Различия по типу леса я не делал, поскольку обследование производилось главным образом в смешанном, преобладающем здесь, елово-лиственном лесу, а в чистых лесонасаждениях учета почти не производилось.

II. Видовой состав и динамика численности грызунов по стациям

Всего было отловлено около 2000 грызунов, относящихся к следующим видам: Mus musculus L. — мышь домовая, Apodemus sylvaticus L. — мышь лесная, A. flavicollis Melch. — мышь желтогорлая, A. agrarius Pall. — мышь полевая, Micromys minutus Pall. — мышь малютка, Rattus rattus L. — крыса черная, R. norvegicus Erxl. — крыса серая, Arvicola terrestris L. — крыса водяная, Microtus arvalis Pall. — полевка серая, M. agrestis Pall. — полевка темная, M. oeconomus Pall. — полевка-экономка, Evotomys glareolus Schr. — полевка рыжая, Eliomys quercinus Pall. — соня садовая, Dyromys nitedula Pall. — соня лесная.

Кроме того было поймано 90 землероек, относящихся к видам: Sorex araneus L. — бурозубка обыкновенная, Neomys fodiens L. — кутора.

Все указанные виды попадались далеко не равномерно. Главную массу составляли домовые мыши и полевые мыши; в несколько меньшем количестве попадались лесные мыши, серые полевки, рыжие полевки и землеройки-бурозубки.

Все остальные виды встречались даже в свойственных им стациях в незначительном количестве, а некоторые единичными экземплярами, как, например, полевка-экономка и кутора.

Динамика основных видов по различным стациям видна из табл. 1. Основываясь на этих данных, можно дать детальную характеристику каждой стации.

Дома. Как видно из табл. 1, в домах в течение всего периода обследования встречались почти исключительно домовые мыши. Кроме того изредка попадались серые крысы (главным образом в более крупных населенных пунктах, как, например, Духовщина или Великие Луки) и черные крысы (Городокский район Витебской области).

В сентябре — октябре были отмечены случаи попадания полевых

Таблица 1

Плотность грызунов в различных стациях (число зверьков на 100 ловушко-суток)

Время обследования	Стация	Колич. ловушко-суток	Мышь домовая	Мышь лесная	Мышь полевая	Полевка серая	Полевка рыжая	Землеройка	Прочие	Всего
14.VII—4.VIII.43	Дома	38	18	—	—	—	—	—	—	18
	Блиндажи	69	14	2	—	—	—	—	—	16
	Бурьян	432	13	3	15	1,5	—	—	1	34
	Луг	75	—	—	—	—	—	4	—	4
	Кустарник	47	—	—	19	6	—	—	—	25
	Лес	78	—	1,3	—	1,3	1,3	5	1,3	10
14.VIII—30.VIII.43	Дома	228	32	—	—	—	—	—	—	32
	Блиндажи	27	33	—	—	—	—	—	—	33
	Рожь	186	5	2	23	14	4	—	—	44
	Кустарник	135	0,8	8	21	4	—	3	1,5	42
	Лес	52	—	6	2	—	6	2	—	16
31.VIII—30.IX.43 *	Дома	255	29	—	4	1,5	—	—	1,5	36
	Блиндажи	81	20	2,5	9	5	—	—	—	36
	Бурьян	280	14	2	20	16	—	0,3	—	52
	Усадьба	155	16	—	20	15	—	—	—	51
	Рожь	116	—	7	35	6	—	0,9	—	49
	Луг	134	—	4	13	17	—	9	—	43
	Кустарник	444	1	6	28	6	1	3	1	46
	Лес	145	—	6	8	2	19	5	—	40
6.X—31.X.43	Дома	183	48	—	0,5	0,5	—	—	—	49
	Блиндажи	96	54	—	7	—	—	—	1	62
	Усадьба	285	22	0,5	28	6	—	—	1,5	58
	Луг	140	3	5	18	9	—	—	—	35
	Кустарник	60	2	15	26	—	3	—	2	48
	Лес	100	1	4	—	—	28	7	—	40
11.XI—4.XII.43 *	Дома	130	8	—	1,5	—	—	—	2	11,5
	Усадьба	103	1	—	11	1	—	—	2	15
	Луг	68	—	—	1,5	1,5	1,5	7,5	3	15
	Кустарник	73	—	—	7	—	—	5,5	1,3	14
	Лес	130	—	—	0,7	—	27	—	2	30
20.V—12.VI.44	Лес	675	—	1,4	—	—	9,4	2,0	1,7	15,0
13.VI—3.VII.44	Дома	128	4,7	—	—	2,3	—	—	—	7,0
	Рожь	110	4,5	—	28	1,8	—	1,7	—	36
	Кустарник	170	—	—	16	8,8	1,7	8,0	0,6	35

* В таблицах, графиках и тексте эти данные приводятся как материалы за июль, сентябрь и ноябрь соответственно.

мышей и серых полевок. Причиной этому послужило то, что количество грызунов за лето увеличилось. В то же время хлеб на полях был уже убран, а бурьян высох и разредился, поэтому грызуны, в поисках убежищ, стали забегать в несвойственные им стации. Нужно заметить, что эти находки были все же не внутри настоящих жилых домов, а в сенях или же в банях и амбарах. Домовые же мыши, как правило, встречались почти в каждом доме.

Блиндажи. В блиндажах основную массу также составляли домовые мыши. Это понятно в отношении блиндажей, расположенных в пределах или на месте разрушенных населенных пунктов. Однако даже в блиндажах, расположенных в природных стациях, далеко от человеческого жилья, неизменно попадались домовые мыши. Нигде в природных стациях далее ста метров от населенного пункта домовые мыши обнаружены не были. Поэтому нахождение их в блиндажах говорит о том, что сюда они были принесены вместе с соломой или различным имуществом.

Как мы видим, процент мышевидных грызунов других видов в блиндажах несколько выше, чем в домах. Это объясняется большой легкостью проникновения грызунов в блиндажи.

Общая плотность примерно равна таковой же в домах, а в блиндажах постройки 1941 г., особенно имеющих в перекрытиях потолка солому, плотность даже выше, чем в домах. Так, например, в немецком «блиндажном городке» (дер. Красный Двор, Невельский район), в 8 блиндажах, в течение двух суток при многократном осмотре ловушек было выловлено 102 грызуна и много еще осталось. При этом следует заметить, что внутри блиндажей попадались исключительно домовые мыши, а четыре полевые мыши были пойманы в оконных нишах. Однако вполне возможно проникновение их и внутрь блиндажа.

Усадьба. В первую половину лета 1943 г. в неразрушенных населенных пунктах грызунов на усадьбе было мало. Но в бурьяне, пока он был густ и зелен, грызунов было очень много. Плотность их здесь была много выше, чем в окружающей местности. Основную массу составляли здесь полевые мыши, затем домовые мыши, серые полевки и лесные мыши.

Вообще данная стация была заселена разнообразными видами. Причиной этого был приток грызунов из всех окружающих участков, а также и домовых мышей из домов. По общей плотности эта стация также стоит на первом месте. Но, начиная, примерно, с середины сентября, бурьян начал сохнуть и редеть, и грызуны стали расселяться по всей площади населенного пункта. При этом главная их масса осела в скирдах и кучах соломы, но значительная часть осталась и на усадьбе, найдя себе убежище под домами, в банях, в сараях, под брошенными снопами, в сорняках вдоль изгородей и т. п. Как раз с этого времени отмечаются случаи вылова полевых мышей и серых полевок в жилых строениях (главным образом в банях и амбарах) и случаи поимки домовых мышей в природных стациях (на лугу, в кустах) близ населенных пунктов в радиусе 50—100 м от строений.

Солома. К осени, после уборки хлебов и скирдования их, грызуны начали концентрироваться в скирдах и кучах соломы, собираясь сюда как из полей и лугов, так и с усадьбы, где высохший и разредившийся бурьян уже не давал им достаточного укрытия и пищи. Видовой состав их здесь даже богаче, чем в предыдущих стациях, так как сюда присоединялись еще мыши-малютки, заселяющие в иных местах скирды в довольно значительном количестве, не меньше даже, чем полевые мыши. Однако домовых мышей здесь встречалось меньше, поэтому общая плотность, примерно, такая же, как и в других стациях.

Рожь. В полях ржи наблюдались те же виды. Главное место занимала здесь полевая мышь. После уборки хлебов грызуны перекоче-

вывали отсюда в другие стации. Там же, где хлеб не убирался, т. е. в районе передовой, они оставались и осенью, так как полегшая рожь и после высыхания предоставляла им убежище и корм.

Общая плотность здесь, примерно, равна таковой на усадьбе.

Луги залежи. В первой половине лета эти стации почти пустовали. Позднее, примерно с августа месяца, там стали появляться полевые мыши, а также лесные мыши и серые полевки и землеройки. К октябрю мы уже видим снижение плотности в этой стации. Причиной этому послужило то, что грызуны здесь в большей степени могли подвергаться нападению хищников, чем в закрытых местах. Осенью же начался перелет хищников на юг, и количество грызунов, таким образом, возросло; с другой стороны, прирост популяции, вследствие прекращения размножения большинства видов, прекратился. Все это определило снижение плотности (в октябре она упала до 35%).

Кустарник. Эта стация является наиболее богатой в видовом отношении. Главное место здесь занимают полевые мыши, затем идут лесные мыши, но также много серых и рыжих полевок, а в единичных экземплярах встречаются и все прочие виды. Такое разнообразие объясняется промежуточным положением этой стации. С одной стороны, лесные виды, как, например, рыжая полевка, находят здесь достаточно подходящие условия, с другой стороны, и виды открытых стаций — серая полевка и полевая мышь охотно селятся на опушке, а если кустарник не очень густой, то и в глубине.

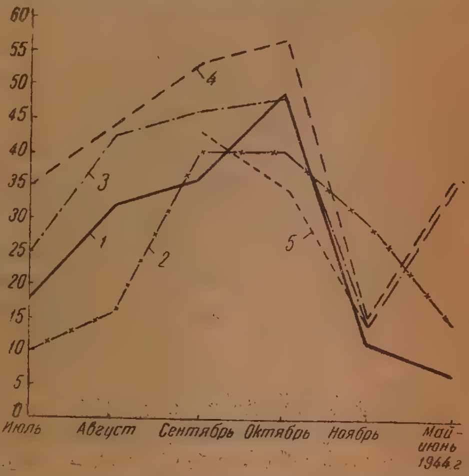


Рис. 1. Плотность грызунов на различных стациях (число грызунов на 100 ловушко-суток):

1—дома, блиндажи, 2—лес, 3—кустарники, 4—усадьба, бурьяны, солома и поля ржи, 5—луг и залежи

Общая плотность также стояла здесь все время на высоком уровне.

Лес. Здесь доминировали все время рыжие полевки и землеройки-бурозубки. Остальные виды встречались здесь в весьма незначительном количестве. Общая плотность в первую половину лета была весьма невелика и даже в сентябре дошла всего до 40%.

Подведя итог всему сказанному, рассмотрим динамику общей плотности по всем стациям, причем для удобства анализа объединим сходные по плотности и видовому составу стации. Таким образом, мы рассмотрим 5 стаций:

1. Дома, блиндажи и прочие постройки. Такое объединение является возможным потому, что и в домах и в блиндажах летом основную массу составляли домовые мыши. 2. Усадьба. Сюда вошли также бурьяны, солома и рожь, поскольку это вообще стации — переходящие одна в другую и показывающие большое единообразие видового состава. 3. Луга и залежи. 4. Кустарник. 5. Лес.

Мы видим, что общая плотность грызунов на лугах достигала максимума в сентябре, а в октябре уже пошла на убыль; причина была указана выше (рис. 1).

В кустарниках и в лесу плотность также достигала максимума в сентябре и в дальнейшем не возрастала. Наоборот, в домах и на усадьбе, т. е. вообще в пределах населенных пунктов, плотность даже и в октябре продолжала еще повышаться. Причиной этому послужили

два обстоятельства. Первое — к осени, в силу высыхания и разреживания растительности, грызуны стекаются к населенным пунктам, находя себе в скирдах, кучах соломы и, частично, постройках хорошие убежища и обильный корм. Подтверждение мы видим в том, что к осени в постройках стали попадаться полевые мыши и серые полевки. Второе — то, что размножение различных видов грызунов протекает неодинаково. У домовых мышей размножение продолжалось еще и в октябре. Поскольку же в постройках обитают преимущественно домовые мыши, то это и вызвало в октябре повышение общей плотности в домах и на усадьбе. В открытых же стациях обитают по преимуществу полевые мыши и серые полевки. Первые в октябре уже не размножаются, а серые полевки хотя и продолжали размножаться в октябре, но, будучи вообще немногочисленными, не смогли существенно повлиять на увеличение общей плотности в открытых стациях.

Наконец, в октябре мы видим общее резкое снижение плотности по всем стациям. Очевидно, что это не может быть объяснено лишь прекращением размножения и увеличением смертности в связи с осенним перелетом хищников, так как последняя причина должна была сказаться уже в сентябре, а в домах и вообще не могла повлиять на плотность. Между тем мы видим снижение плотности и в домах.

Поэтому я считаю, что основной причиной здесь является то, что отлов в ноябре производился не в районе передовой, как в предыдущем месяце, а во фронтовом тылу. Здесь грызуны в течение всего лета предвергались регулярному истреблению хищниками, в природных условиях — дикими, а в домах — кошками. В войсковых же районах хищников мало, а в районе передовой их нет почти вовсе. Кроме того, хлеб, как уже сказано, в войсковых районах убирался с большим запозданием, а в районе передовой в ряде мест и совсем не убирался. При этом во многих местах войска стояли неподвижно оба лета 1942—1943 гг., и грызуны там размножались беспрепятственно, почти не страдая от хищников. Траншеи же, блиндажи с соломой и неубранные хлеба давали им хороший приют и пищу в течение круглого года.

Все это, вместе взятое, и определило то, что в пределах войсковых районов, особенно в районе передовой, плотность мышевидных грызунов оказалась в несколько раз выше, чем во фронтовом тылу.

Обследования возобновились в мае 1944 г. в войсковом районе. Как мы видим (табл. 1 и рис. 1), по четырем обследованным стациям плотность за зиму сильно снизилась.

В кустах и во ржи плотность мало отличается от таковой в июле — августе 1943 г. Низкая плотность в домах объясняется тем, что отлов производился в пунктах, откуда жители выехали еще осенью 1943 г. Таким образом, для грызунов, с одной стороны, не было достаточной пищи, с другой стороны — оставшиеся кошки также, вероятно, перешли на питание почти исключительно грызунами. Снижение плотности в лесу говорит за то, что, несмотря на хорошее укрытие и разнообразие пищи, все-таки и здесь смертность грызунов зимой стоит на довольно высоком уровне.

На рис. 2 и 3 приведены данные о возрастном составе популяции грызунов разных видов по месяцам и о числе беременных самок, характеризующие динамику размножения. При этом мы, относя ту или иную особь к категории «молодых» или «взрослых», брали за основу длину тела, руководствуясь табл. 2.

Весной 1944 г., как мы видим, интенсивность размножения у всех видов была почти такой же, как в июле 1943 г.

Из землероек бурозубка обыкновенная встречалась на лугах, в кустах и лесу порою в довольно значительном количестве, иногда даже в большем, чем некоторые виды грызунов (табл. 1).

Обычно землероек считают одним из факторов, влияющих на умень-

Таблица 2

Возрастной критерий разных видов грызунов

	Домовая мышь	Полевая мышь	Лесная мышь	Серая полевка	Рыжая полевка
Молодые — длина тела менее	80 мм	80 мм	85 мм	85 мм	85 мм

шение численности мышевидных грызунов. Это маловероятно, так как мне пришлось наблюдать, как землеройки, попавшие в яму, откуда они не могли выбраться, в поисках пищи прежде всего уничтожили всех насекомых и на сидевшую тут же полевку не обращали никакого внимания. Лишь убедившись в полном отсутствии другой пищи, они попытались напасть на полевку, но справиться с нею не могли. Несомненно, что в данном случае землеройки принуждены были к нападению на полевку острым голодом, что маловероятно в естественных условиях.

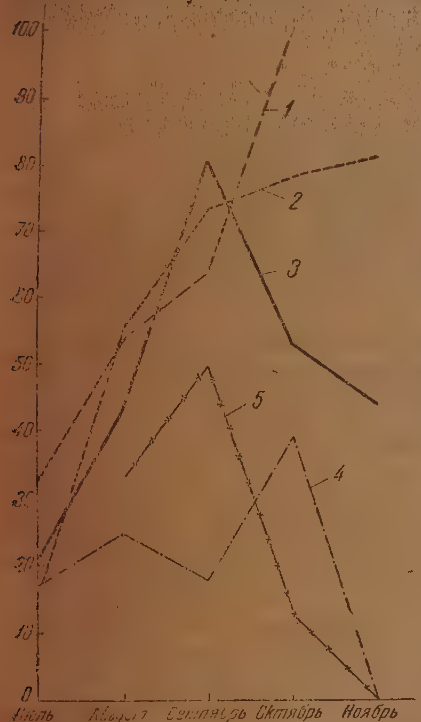


Рис. 2. Количество молодых в процентах к общему числу грызунов:
1—лесная мышь, 2—полевая мышь, 3—домовая мышь, 4—серая полевка, 5—рыжая полевка

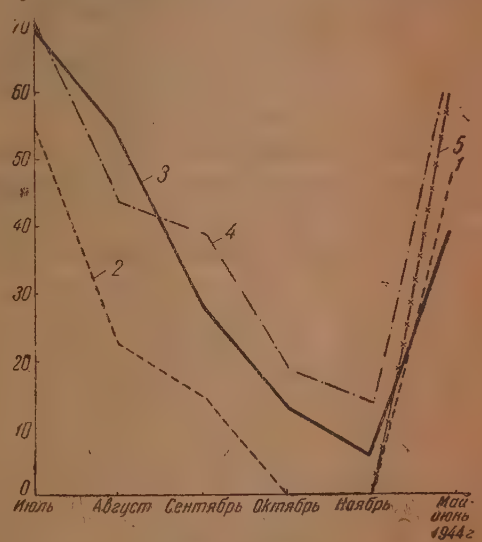


Рис. 3. Процент беременных самок по отношению ко всем половозрелым самкам:
1—лесная мышь, 2—полевая мышь, 3—домовая мышь, 4—серая полевка, 5—рыжая полевка

Что касается размножения, то из 70 бурозубок, пойманных летом 1943 г., нам не удалось заметить ни у одной — ни у самцов, ни у самок — каких-либо следов половой активности. Очевидно размножение их происходит исключительно в начале лета, так как в мае — июне 1944 г. из трех самок одна оказалась беременной с семью зародышами, а у всех самцов семенники были сильно увеличены.

III. Выводы

1. В период с июля по ноябрь 1943 г. и в мае — июне 1944 г. был произведен количественный и видовой учет мышевидных грызунов в

различных пунктах смежных районов Великолукской, Смоленской, Витебской и Полоцкой областей. Обследование производилось в местах, занятых войсками, как во фронтовом тылу, так и в районе передовой. При этом были обследованы все характерные стации.

2. Наибольшая плотность и разнообразие видового состава мышевидных грызунов отмечены в кустарнике и в бурьяне на месте разрушенных населенных пунктов.

3. В пределах населенных пунктов главную массу ссставляли домовые мыши, в открытых природных стациях — полевые мыши, в лесу — рыжие полевки.

4. Общая плотность грызунов в открытых стациях достигала максимума 40—45 грызунов на 100 ловушко-суток в августе — сентябре, а в октябре уже пошла на убыль. В кустарнике и лесу плотность достигала максимума 40—50 зверьков на 100 ловушко-суток в сентябре и на этом уровне осталась и в октябре. В пределах же населенных пунктов плотность все время неуклонно повышалась и в октябре достигла цифры 50—60 грызунов на 100 ловушко-суток.

5. Размножение всех видов мышевидных грызунов в течение лета протекало довольно интенсивно. К октябрю оно закончилось у всех видов, за исключением домовых мышей и серых полевок — у последних размножение продолжалось вплоть до декабря.

6. Плотность грызунов в войсковых районах по всем стациям была в несколько раз больше, чем в соответственных стациях во фронтовом тылу. Причины этого: 1) запоздалая уборка хлебов или полное отсутствие ее, 2) отсутствие хищников, 3) наличие развалин, блиндажей с соломой, траншей и пр.

ON THE DISTRIBUTION AND POPULATION DENSITY OF MOUSE — LIKE RODENTS IN WESTERN PARTS OF RUSSIA

I. M. OLIGER

Sanitary epedemiological Laboratory, A. I. Volkov in charge

Summary

(1) In July — November of the year 1943, and in May — June of the year 1944, a census of mouse-like rodents was carried out in closely located region of Velikoluki, Smolensk, Vitebsk and Polotzk district. The work was conducted in places occupied by military forces in the region of front line as well behind it. All the typical habitats were investigated.

(2) The greatest density of population and the largest number of species was found in bushes and high grass covering places of destroyed humanhabitations.

(3) Within the boundaries of human habitations the bulk was represented by house mice, in open habitats — voles and in forests — Evotomys.

(4) The total density of rodent population in open habitats showed a maximum equal to 40—45 rodents per 100 trap-days in August — September, and a decrease in October. In bushes and in forests the maximal density was equal to 40—50 animals per 100 trap-days in September and remained without changes until October. In human habitations the population density has shown a continuous growth and in October reached 50—60 animals per 100 trap-days.

(5) The intensive reproduction during summer time ended in October in all species with one exception of house mice and grey voles, the latter ones continued to breed until December.

(6) The population density in battle line region in all habitats was several times larger than in corresponding habitats behind the front line. The causes of such a difference were as follows: (1) a late harwesting of grain crop or even a complete absence of harwest, (2) the absence of predators and (3) the presence of ruined field fortifications and tranches filled by straw etc.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

О ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ КРОТОВ (TALPA EUROPAEA L.)

Л. В. ШАПОШНИКОВ

Мордовский государственный заповедник

Вопрос о динамике численности кротов (Talpa europaea L.) изучен мало. Вместе с тем вопрос этот весьма важен с хозяйственной точки зрения и интересен с биологической стороны.

Заготовки шкурок крота в СССР впервые были начаты в 1924 г. За десять лет промысла размеры заготовок от 1500 шкурок в год увеличились до 30 млн. (1935 г.), после чего несколько сократились. Это сокращение заготовок объясняли по-разному. Одни считали причиной сокращения численности крота перепромысел, другие — недостаточное использование имеющихся в природе запасов, третьи говорили об естественных флуктуациях численности кротов. В большинстве случаев эти объяснения делались без достаточных оснований. Не только действующие причины, позволяющие составлять обоснованные прогнозы, но и внешняя сторона процесса флуктуаций численности у крота не изучена и не описана.

Основываясь на малой плодовитости крота, приносящего один раз в год в среднем по четыре молодых, нередко сомневаются даже в существовании значительных изменений численности у этого вида.

В литературе имеется лишь указание С. В. Кирикова [2] на гибель кротов в Башкирии под влиянием полного промерзания в бесснежные зимы тонкого слоя почвы, лежащего в предгорьях Урала на каменистой материнской породе. Другие конкретные наблюдения, привязанные к месту и времени, нам неизвестны. Несмотря на безусловный интерес наблюдений Кирикова, приведенные им причины не могут иметь широкого значения в связи с локальной спецификой условий обитания крота в предгорьях Урала.

Таким образом, до настоящего времени неясно, имеются ли у крота естественные флуктуации численности, как протекает процесс во времени и каковы действующие причины.

Настоящая статья, как нам кажется, частично восполняет этот пробел, освещая внешнюю сторону процесса и отчасти указывая вероятные причины явления.

Наша работа протекала на территории лесного заказника Пустынской биологической станции Горьковского государственного университета (Чернухинский район Горьковской области).

Осенью 1936 г. по лесным тропам был произведен маршрутный учет крота. Общее протяжение маршрута равняется 1740 м. Весь маршрут лежит в пределах старого смешанного леса, уже описанного в работе Ф. Шапошникова [5].

Учет численности крота производится по числу жилых ходов. Для этого в первый день все встреченные на маршруте «переходы» кротовых нор через тропки заминались. В последующие 3—5 дней проверялось их возобновление. Жилыми ходами считались те, которые были возобновлены кротами. На этом же маршруте, тем же методом производился учет жилых ходов крота в июне и октябре 1937 г., в августе и начале ноября 1939 г., в июне, сентябре и ноябре 1940 г., в июне, июле и конце октября 1941 г., в июне, июле и октябре 1942 г. и в июне — июле 1943 г.[1] Эти ма-

[1] В июне 1941 г. учет проводился студенткой ГГУ Сорокиной, летом 1942 г.— студенткой Булоновой и летом 1943 г. студенткой Ворыпаевой (во всех случаях под моим руководством).

териалы и легли в основу нашего суждения о динамике численности у крота. При этом мы учитывали не собственно численность зверей, а число жилых нор, сделав позволительное, на наш взгляд, допущение, что число жилых нор выражает численность зверей. Башкиров и Жариков [1], пользовавшиеся тем же методом учета, считают, что в среднем на один жилой ход приходится четыре крота. Мы предпочли оперировать лишь числом жилых ходов.

Весьма существенно, что в Пустынском заказнике не было промысла крота. В октябре 1936 г. здесь (на маршруте) нами было отловлено из четырех жилых ходов 8 кротов, в июне 1937 г.— 1 крот и в сентябре 1937 г. из пяти ходов — 8 кротов. Позднее отлов кротов, вплоть до 1943 г., не производился. Всего, следовательно, на маршруте было поймано 17 кротов за 1936 и 1937 гг., что, конечно, не могло не только обусловить, но и существенно повлиять на общую картину изменения численности нашего вида.

Переходим к изложению фактического материала. В октябре 1936 г. на маршруте было учтено 37 жилых ходов крота (отлов в четырех). К июню 1937 г. сохранилось только 23 жилых хода. В октябре 1937 г. на маршруте было уже только 16 жилых ходов крота. Следует отметить, что за вторую половину лета 1937 г. число жилых ходов сократилось на ⅓. Данные учета 1938 г., к сожалению, отсутствуют. На следующий, 1939 г., к началу августа, на всем маршруте сохранился только один жилой ход крота. В начале ноября 1939 г. прибавилось еще два новых жилых хода. К июню 1940 г. один из них был заброшен, но вырыт еще один новый, благодаря чему сохранилось то же число — три жилых хода на маршрут. В сентябре и ноябре 1940 г. были зарегистрированы пять жилых ходов на маршруте. В июне и июле 1941 г. на маршруте было 10 жилых ходов, а в конце сентября того же года — 7 ходов. В 1942 г. в июне было учтено 10, в июле 12 и в октябре 8 жилых ходов. Наконец, в июне и июле 1943 г. на маршруте было зарегистрировано 21 и 25 жилых ходов крота.

Если принять максимальную численность крота в 1936 г. за 100, а число жилых ходов в последующие сроки учета выразить в процентах, то динамика численности крота будет характеризоваться следующим рядом цифр: X 1936—100, VI 1937—62, XI 1937—43, VIII 1939—2, 7, XI 1939—8, VI 1940—8, IX и XI 1940—13,5, VI и VII 1941—27, IX 1941—19, VI 1942—27, VII 1942—32,4, X 1942—21,6, VI 1943—56,7, VII 1943—67,5.

Таким образом, для рассматриваемого района естественные изменения численности у крота можно считать безусловно доказанными. За три года численность крота (судя по жилым ходам) сократилась более чем в 30 раз и за последующие четыре сезона размножения увеличилась в 25 раз.

В 1936 г. наибольшая плотность крота наблюдалась в центре участка, по обеим сторонам от большой дороги, пересекающей маршрут приблизительно в середине. Особенно много жилых ходов было с юга от дороги. Здесь же произошли наибольшие изменения численности крота. В 1936 г. на участке, непосредственно прилежащем к дороге с юга, было 15 жилых нор, в 1937 г. лишь 7 и 5 и позднее ни одной! К северу от дороги в 1936 г.— 7, в 1937 г.— 6 и 4, в 1939 г.— 1 и 3 и 1940 г.— 3 и 5, в 1941 г.— 8 и 7, в 1942 г.—8 и 3 и в 1943 г.—13 и 14 жилых ходов.

Нужно подчеркнуть, что как раз на последнем участке кроты не исчезли полностью.

Оба участка, расположенные по двум сторонам большой дороги, весьма сходны по природным условиям, что не дает нам пока основания говорить о стациях переживания (Наумов [3]) для крота.

Возникает вопрос: какие же причины обусловили столь катастрофическое сокращение численности крота в Пустынском заказнике? К сожалению, полного ответа на этот вопрос наши материалы не позволяют дать. Мы исследовали состав содержимого желудков только 7 кротов, добытых осенью 1936 г., и материал по зараженности 16 кротов, добы-

тых за 1936 и 1937 гг., паразитическими нематодами. Последние материалы получены в результате лишь микроскопического исследования стенок желудка.

Питание кротов в Пустынском заказнике, судя по содержимому желудков четырех самок и трех самцов, характеризуется большим количеством поедаемых насекомых, их личинок, многоножек и пауков. Как было показано Фолитареком [4], эти животные поедаются кротами при недостатке основного и излюбленного корма — дождевых червей.

По весу остатки дождевых червей у наших кротов составляли лишь 42%, а 58% приходилось на долю прочих беспозвоночных, среди которых главная роль принадлежит, конечно, личинкам и взрослым насекомым. Весьма показательно, что из 7 желудков не было ни одного, лишенного остатков насекомых, и в то же время в двух желудках не было остатков дождевых червей.

Этот состав кормов был обусловлен общей бедностью и составом почвенных беспозвоночных. Почвенные пробы, взятые в непосредственной близости от мест поимки кротов[2], показали, что в среднем под поверхностью одного квадратного метра встречается лишь 2,24 г дождевых червей и 2,74 г прочих беспозвоночных, или 45% по весу дождевых червей и 55% других беспозвоночных. Количество пищи в желудках кротов изменилось от 0,8 до 4,3 г. Кроты, видимо, недоедали и ели все подряд, что попадалось, чем объясняется почти полное совпадение состава животных в почве и остатков пищи в желудках.

Таким образом, в 1936 г. пустынские кроты ежедневно поглощали довольно много насекомых. Фолитареком (l. c.) было показано, что такое питание не проходит бесследно для кротов. Чем больше кроты поедают насекомых, тем в большей степени они оказываются зараженными паразитическими червями.

Роль насекомых в заражении кротов паразитами отмечается также Башкировым и Жарковым (l. c.).

Среди 8 пустынских кротов, добытых нами в 1936 г., четыре имели паразитов, инцистированных на наружных покровах желудка. Всего у четырех кротов на желудках было 757 паразитов, или по 189 в среднем. Наименьшим числом было 97 и наибольшим — 454 паразита на одном желудке. Повидимому, это были паразитические нематоды, относящиеся к роду Parrocoecum.

В 1937 г. из 8 кротов шесть имели тех же паразитов на наружной стенке желудков. В среднем каждый из 6 кротов имел по 33 паразита. Наименьшим числом было 2 и наибольшим 91. В этом году степень пораженности отдельных кротов была во много раз меньшей, однако подавляющее большинство популяции кротов (насколько можно судить по восьми отловленным) было поражено инвазией. Судя по приведенным, весьма отрывочным, материалам, можно думать, что патогенная роль паразитических нематод крота была больше в 1936 г.

Мы думаем, что глистная инвазия послужила непосредственной причиной сокращения численности крота в заказнике с 1936 по 1937 г.

Более общей причиной мы склонны считать сильную засуху, имевшую летом 1936 г. широкое распространение в средней полосе Европейской части СССР. Действие засухи на кротов, повидимому, осуществляется через изменения кормовой базы. Влаголюбивые дождевые черви, являющиеся излюбленной и наиболее благоприятной пищей для крота, уходят в глубокие слои почвы и становятся недоступными для него. В поисках необходимой пищи прожорливые зверьки поедают большое число насекомых, их личинок, многоножек и пауков. Следствием этого является большая зараженность кротов внутренними паразитами, приводящими к гибели известную часть популяции.

---

[2] Две пробы 25×25 см и до 50 см в глубину.

Наши материалы показывают, что вредное влияние засухи 1936 г. заметно на кротах (по их зараженности) и в 1937 г., который был в общем благоприятным по условиям влажности.

Вредное влияние на кротов засухи 1936 г. нами было прослежено и в подмосковных районах. Так, например, в Кучинском лесхозе, по данным учета жилых ходов на 6-км маршруте, численность ходов в 1937 г. сравнительно с 1936 г. сократилась в два раза. Можно думать, что непосредственные причины, вызвавшие отмирание значительной части популяции, здесь были те же, что и в Пустынском заказнике.

Таким образом, мы считаем, что засуха 1936 г., через изменение кормовой базы крота и последовавшее поражение паразитами, вызвала сокращение численности нашего вида, причем это сокращение продолжалось под влиянием той же причины и в 1937, сравнительно влажном году. За год численность популяции сократилась немного больше, чем в два раза. При нормальных климатических условиях эта убыль, вероятно, в один год могла бы быть компенсирована размножением. Однако в 1938 г. снова была засуха, даже несколько превзошедшая засуху 1936 г.

Популяция крота, не успев оправиться от вредного влияния засухи 1936 г., в 1938 г. очутилась еще в худших условиях. Судя по численности кротов в Пустыне летом 1939 г., это вызвало буквально катастрофическое отмирание популяции кротов. Не имея фактических материалов за 1938 г., мы можем только высказывать догадку о том, что действующие причины были те же, что и в 1936—1937 гг. (изменение состава кормовой базы, увеличение зараженности, патогенной роли паразитов).

С 1939 г., по нашим материалам, начинается весьма медленное восстановление численности. Исключительно суровые морозы зимой 1939/40 г., в условиях достаточного снежного покрова в нашем случае, не оказали вредного влияния на численность крота.

Уместно здесь отметить также роль, которую может сыграть несвоевременный промысел крота. В нашем районе популяция находилась в хорошо защищенных условиях заказника. При иных обстоятельствах для полного исчезновения крота достаточно было бы летом 1939 г. отловить кротов в немногих сохранившихся жилых ходах.

Мы считаем, что при обстоятельствах, подобных описанным, возникает необходимость на время совершенно прекращать промысел крота.

Выводы

1. Изложенные наблюдения показывают несомненное существование естественных флуктуаций численности у крота.

2. В лесном участке Пустынского заказника с 1936 по 1939 г. численность крота (судя по числу жилых ходов) сократилась больше чем в 30 раз. За время, прошедшее с лета 1939 г. до лета 1943 г., численность крота снова увеличилась в 25 раз.

3. Основной и общей причиной, действующей сходно на обширной территории, нужно считать засуху. Действие засухи на численность крота, повидимому, осуществляется через кормовую базу. В засушливые годы кроты в большем числе поедают насекомых, от которых получают внутренних паразитов.

4. Численность кротовой популяции, подвергшейся действию засухи, может сокращаться и на следующий, даже благоприятный по влажности год. Повторение же засухи (1938 г.) вызывает катастрофическое сокращение численности крота.

5. В последнем случае совершенно необходимо вводить временное запрещение добычи крота.

6. Задача последних исследований — проследить картину естественного восстановления стада и, быть может, наметить меры разумного воздействия, которые могли бы ускорить процесс прироста стада этого ценного промыслового зверька.

Литература

1. Башкиров И. С. и Жарков И. В., Биология и промысел крота в Татарии, Раб. Волж.-Камской зон. охотпром. биостанции, вып. 3, Казань, 1934.— 2. Кириков С. В., Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья на их южной разграничительной линии, Зоологический журнал, XIV, вып. 3, 1935. — 3. Наумов Н. П., Об особенностях стационарного распределения мышевидных грызунов на юге Украины, Зоологический журнал, XV, вып. 4, 1936.— 4. Фолитарек С. С., Распространение, биология и промысел крота на Украине, Бюлл. моск. об-ва исп. прир., XII, вып. 3, 1932.— 5. Шапошников Ф. Д., Опыт количественного учета орнитофауны в лесном заказнике Пустынской биологической станции (лето 1935—1936 гг.), Уч. зап. Горьковского гос. ун-та, вып. 8, 1938.

VARIATIONS OF THE ABUNDANCE OF MOLES (TALPA EUROPAEA L.)

L. V. SHAPOSHNIKOV

Mordva State Reservation

Summary

The method of making census of mole population consisted in counting the fresh tranches of moles along a two kilometer long line. On the first day of the counting all tranches were distroyed, and on the following day observations were made upon their reconstruction by moles. This work was carried out in Chernuchin region of Gorky district in spring and in fall of the years 1936—1943. During this observation period only 17 moles were killed in that region to study the contents of their stomachs and their internal parasites. The population of moles showed a thirty times reduction in 1939 as compared with the year 1936; from the year 1939 till the year 1943 a twenty five times large increase was observad.

The drought as the main cause of such variation in number is according to the author's opinion. During the drought period the moles consume an increased number of insects and their larvae and obtain through them interval parasites. The number of incystated Nematods in the stomach walls of one mole reaches 452 specimens. Heavy infestation causes a high mortality of moles. The drought of one season influences the reduction of mole population during the consecutive year even inspite of its humidity. A repetition of drought on two consecutive years leads to such a catastrophic decrease of the mole population as it was observed in the year 1938.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЧУТЬЯ У СОБАК

Л. В. КРУШИНСКИЙ, А. В. ЧУВАЕВ и Н. Я. ВОЛКИНД

Лаборатория динамики развития организма Института зоологии Московского государственного университета (зав. лабораторией — акад. М. М. Завадовский)

I. Введение

Несмотря на то, что чутье является одним из важнейших хозяйственнополезных качеств собак и широко используется человеком, изучено оно чрезвычайно слабо. Это обусловлено отсутствием доступного метода, позволяющего объективно оценивать остроту обоняния у собак.

Наиболее простые и точные из существующих методов оценки остроты обоняния, описанные Цваардемакером (Zwaardemaker), Эльсбергом (Elsberg), Ушаковым, Кацом, Леви (Lewy), Киселевским, Романовским, Бернштейном и др., разработаны для человека и не могут быть использованы при работе с собаками. Те же, которые применимы для определения остроты обоняния у последних, или отличаются большой сложностью, или же данные, полученные с их помощью, не являются в полной степени объективными.

Гамаюнов, например, определял остроту обоняния, выработав у собаки условнорефлекторное выделение слюны при появлении определенного запаха.

Андреев указывает, что можно приучить собаку брать мясо только из той кормушки, которая пахнет изовалериановой кислотой, чем можно пользоваться для определения порога восприятия запаха последней.

Но данные методы являются непригодными для массового определения чутья, как весьма трудоемкие и требующие длительного срока для определения остроты обоняния у каждой собаки.

Развившееся в начале XX в. розыскное собаководство выработало свои способы отбора розыскных собак, один из которых, по описанию Фридерихса (Friederichs), заключается в том, что собаке предлагается найти своего хозяина (вожатого), спрятавшегося где-нибудь в лесу.

Необходимо также отметить, что высокая чувствительность обоняния собак, выражающаяся в способности последних находить вещи своих хозяев, используется в собаководстве в качестве критерия для определения годности собак к розыскной службе.

Подобные методы испытания собак, применяемые в собаководстве, хотя и могут давать относительное представление об обонянии, но они страдают тем недостатком, что требуют длительного приучения собак к своим вожатым, а самое главное, что они оставляют невыясненной количественную сторону обоняния.

Сказанное относится и к полевым испытаниям охотничьих собак, несомненно довольно всесторонне оценивающим качества последних, но страдающим недостаточно строгой объективностью оценок и зависящим очень сильно от метеорологических условий, степени предварительной подготовки собаки и ее опыта.

Таким образом, отсутствие простого способа, позволяющего определять количественную сторону обоняния, делает отбор собак с лучшим чутьем практически затруднительным.

II. Постановка проблемы

В настоящей работе были поставлены следующие задачи:

1. Разработка методики количественной оценки чутья собак, пригодной для изучения физиологии органа обоняния и для практических целей отбора собак с хорошим чутьем.

2. Выяснение существования отличия в чутье у собак различных пород и полов.

3. Выяснение связи между активностью поиска собаки и остротой ее обоняния.

4. Выяснение роли тренировки обонятельного аппарата собаки к определенному запаху.

III. Метод

Для определения чутья собак нами был выработан метод, принцип которого заключается в следующем. Из двух совершенно одинаковых, герметично закрытых ящиков, имеющих лишь отверстия в крышках, собаке предлагается выбрать тот, в котором лежит сильно пахнущее лакомство (в нашей работе соленое китовое мясо или сухари, смоченные рыбьим жиром). Отверстия в крышках ящиков могут быть закрыты тем или иным количеством слоев плотной материи — ревентука. Чем через большее число слоев ревентука собака способна уловить запах мяса, тем лучшим чутьем она обладает. Наибольшее число прослоек, через которое собака чувствует запах мяса, принимается в качестве показателя для характеристики чутья.

Аппарат для определения чутья состоит из ящика с плотно пригнанной выдвигающейся крышкой и фильтров (рис. 1) [1].

В крышке ящика делается ряд отверстий. К внутренней стороне крышки (рис. 2) прикрепляются два вложенных один в другой жестяных кольца, в промежуток между которыми вставляется фильтр. Сбоку к крышке прикрепляется ручка для открывания ящика. В корпус фильтра, изготовляемого из жести [2], укладывается то или иное

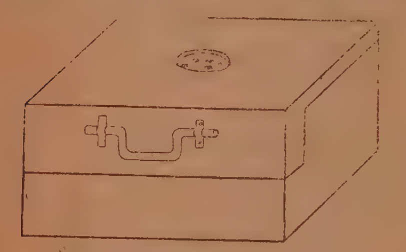


Рис. 1. Общий вид ящика

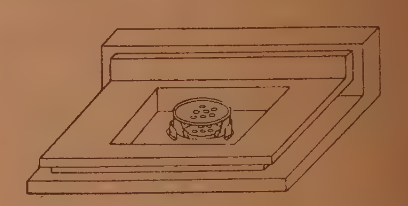


Рис. 2. Вид крышки с внутренней стороны. М 1:4

количество прослоек из ревентука. Каждый слой тщательно промазывается менделеевской замазкой для того, чтобы пахучее вещество проходило лишь через прослойки, а не в обход последних. При работе с указанными выше лакомствами желателен набор фильтров с количеством прослоек ревентука от 1 до 15. Готовый к работе аппарат представлен на рис. 3.

Перед началом работы соприкасающиеся поверхности ящиков и крышек, как опытного (в котором лежит мясо), так и контрольного (лишенного запаха мяса), густо смазываются вазелином или тавотом. Последним же набивается пространство между кольцами. Этим достигается герметичность ящиков. На дно опытного аппарата ставится глиняная или металлическая кормушка, в которую кладется определенная навеска мяса. Необходимо помнить, что оба ящика, опытный и контрольный, должны быть совершенно одинаковыми.

Определению чутья предшествует предварительное обучение собаки царапать крышку ящика при наличии запаха лакомства. В дальнейшем это царапанье является показателем того, что животное улавливает запах мяса. Обучение производится следующим образом: вначале, для того чтобы заинтересовать собаку, ей предлагается один-два раза съесть лакомство из открытого ящика. Далее крышка задвигается, но так, что не доводится на 3—4 см до конца, и через образовавшуюся щель собаке предлагается найти мясо. Обычно животное проявляет большой интерес к лакомству и старается его достать. Как только она начинает царапать ящик лапой, следует сейчас же открыть последний и подкормить из него собаку. Обычно после 3—4-разового повторения собака уже четко реагирует на запах мяса царапаньем ящика; это является критерием того, что она улавливает запах лакомства [3].

Для определения чутья собаке предлагается выбрать из двух совершенно одинаковых ящиков (опытного и контрольного) тот, в котором лежит мясо. Каждый правильный выбор подкрепляется подкормкой из ящика.

Меняя фильтры, постепенно увеличивают число прослоек ревентука, добиваясь

---

[1] Ящик делается достаточно тяжелым и устойчивым для того, чтобы собаки не могли переворачивать его лапами. Следует отдавать предпочтение аппаратам, изготовленным из металла.

[2] Для изготовления корпуса можно использовать консервные банки.

[3] Мы предлагаем это предварительное обучение вести на особом, «грязном» ящике, так как при использовании для этой цели опытного ящика не исключена возможность искажения последующих опытных данных из-за сильного наружного загрязнения аппарата.

того, чтобы собака уже не могла определить, в каком ящике лежит мясо. Наибольшее число прослоек фильтра, через которое собака еще улавливает запах лакомства, принимается в качестве показателя для характеристики остроты ее обоняния[4].

Для установления порога пронюхивания числа прослоек ревентука в первый день работы собаки необходимо от 10—15 мин.[5].

Таким образом настоящий метод, будучи чрезвычайно простым, дает в то же время возможность быстро и объективно оценивать количественную сторону чутья. Но необходимо заметить, что у собак, обладающих плохим поиском, т. е. не проявляющих интереса к мясу, определить чутье не удается.

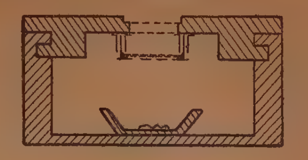


Рис. 3. Разрез ящика. М 1:4

IV. Связь между активностью поиска собаки и остротой ее обоняния

В охотничьей литературе в понятие «острота обоняния» собаки вкладывается несколько другой смысл, чем в понятие «чутье».

Гернгросс пишет, что при оценке работы охотничьей собаки на полевых испытаниях необходимо учитывать, что чутье складывается из трех основных компонентов: собственно остроты обоняния, влечения собаки к дичи и умения отыскивать последнюю. Все эти три фактора являются несомненно чрезвычайно важными, так как выключение одного из них, естественно, приводит к непроявлению оставшихся.

Действительно, при оценке чутья с помощью нашей методики у части собак, обладавшей плохим поиском, чутье не могло быть определено, хотя эти собаки, вне всякого сомнения, обладали определенной чувствительностью обонятельного аппарата.

Таким образом, с помощью нашего метода мы оцениваем собаку сразу по двум признакам: по остроте обоняния и по активности поиска.

Возникает вопрос: существует ли связь между количеством пронюхиваемых собакой слоев ревентука и активностью ее поиска. Последний мы оценивали, пользуясь трехбалльной системой.

В первую группу относились собаки, обладавшие плохим поиском, работавшие чаще всего после усиленного приглашения.

Во вторую группу относились собаки, обладавшие сравнительно хорошим поиском, но часто отвлекавшиеся, плохо дифференцировавшие ящики, по отношению к которым также приходилось изредка пользоваться методом приглашения.

В третью группу относились собаки, обладавшие хорошим поиском, без отвлечения.

В табл. 1 приведены данные о зависимости между активностью поиска и остротой обоняния.

Как видно из табл. 1, имеется значительная зависимость между активностью поиска и остротой обоняния.

Анализ таблиц распределения собак по корреляционной решетке указывает на то, что собаки, обладающие плохим поиском, имеют и плохое обоняние. Однако собаки, имеющие малоактивный поиск, могут иметь как хорошее, так и плохое обоняние.

Наличие корреляционной зависимости между остротой обоняния и активностью поиска указывает на то, что эти два самостоятельных свойства собак нужно рассматривать в определенной комплексной зависимости. Совокупность этих свойств мы считаем рациональным охарактеризовать как чутье собаки. Следовательно, в дальнейшем под

---

[4] Во время работы необходимо соблюдать большую осторожность при обращении с мясом, так как самое незначительное загрязнение приведет к извращению опытных данных. В ряде сомнительных случаев можно проверять работу собаки; для этого ей представляются оба ящика без лакомства, и если один из них упорно выбирается, это означает, что он загрязнен.

[5] Нижеприведенные данные базируются на разовом определении порога обоняния собаки.

Таблица 1

Зависимость между активностью поиска и остротой обоняния

Немецкие овчарки ♂♂, $n = 36$

Активность поиска \ Острота обоняния	I	II	III	IV
а	1	1		
б	4	5		
в	3	5	7	10

$r = +0,58 \pm 0,12$

Немецкие овчарки ♀♀, $n = 21$

Активность поиска \ Острота обоняния	I	II	III	IV
а	2			
б	1	2	3	
в	3	4	3	3

$r = +0,34 \pm 0,19$

Беспородные ♂♂, $n = 81$

Активность поиска \ Острота обоняния	I	II	III	IV
а	5			
б	24	7	3	
в	6	14	12	10

$r = +0,58 \pm 0.17$

I — не пронюхивающие 9 слоев ревентука
II — » » 10 » »
III — » » 11 » »
IV — пронюхивающие 11 » ».

а — обладающие плохим поиском
б — обладающие средним поиском
в — обладающие хорошим поиском

чутьем мы будем понимать совокупность активности поиска и остроты обоняния собаки. Мы считаем, что то понятие, которое мы вкладываем в термин «чутье», более универсально, чем то понятие, которое в него вкладывает Гернгросс. Термин «чутье» в понимании этого автора может быть применим только к охотничьей и притом к обученной собаке. Наша характеристика чутья может быть дана любой собаке.

V. Связь между оценкой чутья собаки по разработанной методике с результатом работы по розыскной службе

Одной из основных задач, стоявшей перед нами при разработке количественной оценки чутья, была задача отбора наиболее пригодных собак для тех видов службы, при которых требуется хорошее чутье собаки.

Для этой цели нами было определено чутье по разработанной методике у группы, состоявшей из 59 собак, поступающей в дрессировку по специальному виду розыскной службы. Полученные данные были сопоставлены с суммарной оценкой работы собаки по дрессировке. Коэффициенты корреляций вычислялись: 1) между активностью поиска и оценкой работы собаки, 2) между остротой обоняния и оценкой работы собаки, 3) между суммарной оценкой активности поиска и остротой обоняния — чутьем собаки — и оценкой ее работы.

В табл. 2 приведены коэффициенты корреляций между этими величинами.

Таблица 2

Корреляция между работой собак — активностью поиска, обонянием и чутьем

Корреляция между качеством работы при дрессировке и:	Величина коэффициента корреляции и вероятная ошибка ($r \pm m_r$)	Достоверность корреляции (r/m_r)
активностью поиска	$+0,53 \pm 0,10$	5,30
остротой обоняния	$+0,43 \pm 0,13$	3,31
чутьем	$+0,57 \pm 0,09$	6,33

Как видно из приведенной табл. 2, качество работы собаки находится в ясной корреляционной зависимости от того, что мы назвали активностью поиска, остротой обоняния и чутьем, определяемых по разработанной нами методике.

Прежде всего из приведенной таблицы видно, что корреляция между качеством работы и активностью поиска несколько выше, чем между качеством работы и остротой обоняния. Это говорит за то, что активность поиска является более важным качеством при розыскной работе собаки, чем острота обоняния. Мы полагаем, что в этом нет ничего парадоксального. Очевидно, собаки, обладающие малоактивным поиском, несмотря даже на значительную чувствительность обонятельного аппарата, не используют его в должной степени. И наоборот, собаки, обладающие активным поиском, даже при невысокой чувствительности обоняния, могут его использовать в достаточной для данного вида розыскной службы степени.

К подобному же выводу мы пришли при анализе конкретного материала работы собаки.

Так, например, чрезвычайно плохо работающая собака под кличкой Тарзан при обследовании ее по нашей методике обнаружила очень малую активность поиска, однако собака легко пронюхивала 11 прослоек ревентука, показывая высокую чувствительность обонятельного аппарата. В данном случае высокая чувствительность обоняния не могла быть использована собакой при работе по причине, очевидно, слишком малой активности поиска. С другой стороны, собака под кличкой Дина, обладавшая чрезвычайно активным поиском, но показавшая небольшую чувствительность обоняния, хорошо работала в практических условиях. Очевидно, большая активность поиска давала возможность собаке достаточно использовать свое небольшое обоняние.

Из табл. 2 видно, что наиболее высокий коэффициент корреляции наблюдается между качеством работы и чутьем собаки (т. е. суммарной оценкой данных об активности поиска и остротой обоняния).

Таким образом, полученные корреляции указывают на то, что разработанная нами методика, даже при разовом определении чутья собаки, дает возможность оценить относительную пригодность ее для практических целей розыскной службы. Описанная методика наиболее пригодна в тех случаях, когда производится массовый отбор собак на работу, требующую хорошего чутья.

Здесь необходимо указать, что при определении чутья по разработанной нами методике, особенно, при односеансовом его определении, некоторые собаки, обладающие хорошим чутьем, могут получить плохую оценку. Обусловливается это наличием пассивно-оборонительной реакции, отсутствием пищевой возбудимости, случайным заболеванием собаки и многими другими причинами, отражающимися на поведении последней в момент производимого обследования. Этим обусловливается, по нашему мнению, то, что среди обследованных нами собак, получивших плохую оценку чутья, некоторые собаки показали хорошие результаты работы при дальнейшей их дрессировке. Так, из 19 собак, получивших по нашей методике плохую оценку чутья, две оказались отличными и две хорошими работниками. С другой стороны, собаки, получившие высокую оценку чутья по нашей методике, показали высокие оценки и при дрессировке. Так, из 25 собак, получивших наивысшую оценку чутья по нашей методике, не было ни одной плохо работающей, только четыре получили посредственную оценку; остальные 21 собака получили хорошую и отличную оценку работы.

Из всего этого следует, что при практическом отборе собаки, показывающие хорошие результаты при оценке их чутья по разработанной нами методике, безусловно являются весьма ценными особями для ра-

боты по розыскной службе. Однако некоторое количество собак, получивших плохую оценку по нашей методике, является вполне пригодным для розыскной службы. Другими словами, наша методика дает значительную гарантию в выборе хорошей для розыскной службы собаки, но не дает полной гарантии при выбраковывании непригодных для данного вида службы собак. Тем не менее, несмотря на это, мы считаем, что разработанная нами методика должна быть использована при отборе розыскных собак. Мы считаем, что она может быть, по всей вероятности, использована и при оценке чутья охотничьих собак.

VI. Породные различия чутья

Вопрос об отличии чутья у собак различных пород, несмотря на свое важное практическое значение, остается до настоящего времени невыясненным. Это обусловлено отсутствием метода количественной оценки этого свойства. Существующие способы определения чутья, ввиду специализации собак, не дают возможности сравнивать по этому качеству различные породы. Разработанный, например, критерий оценки чутья у охотничьих собак совершенно неприемлем для оценки чутья у служебных собак. Однако вопрос о сравнительной оценке различных пород собак имеет значительный практический интерес, так как важно знать, каким породам необходимо отдавать предпочтение при отборе собак на некоторые виды специальных служб, требующих высокой чувствительности обоняния и не ограничивающих возможности использования собак различных пород.

Поэтому нам представилось важным выяснить, существует ли какое-нибудь отличие в чутье у собак различных пород.

а) Активность поиска

В табл. 3 приведены данные с сравнением активности поиска у собак различных пород при определении чутья по нашей методике. Как видно из таблицы, существенной разницы в средней активности поиска между собаками различных пород не наблюдается.

Вычисление средних было произведено для тех собак, которые обладали в той или другой степени заинтересованностью в поиске мяса. Однако встречается большое количество собак, у которых не удается вызвать заинтересованность в поиске. Процент таких особей, как видно из табл. 3, значительно колеблется среди собак различных пород.

Таблица 3

Активность поиска у собак различных пород

Порода	Пол	Средние активности поиска (по трехбальной шкале), $M \pm m$	Процент собак с отсутствием заинтересованности в поиске	n
Немецкие овчарки . .	♀♀	$2{,}25 \pm 0{,}15$	16	25
» » . .	♂♂	$2{,}64 \pm 0{,}15$	25	48
Лайки	♂♂	$2{,}64 \pm 0{,}17$	48	27
Беспородные	♀♀	$2{,}63 \pm 0{,}18$	58	19
»	♂♂	$2{,}46 \pm 0{,}07$	48	157
Гончие	♂♂	$2{,}14 \pm 0{,}26$	46	13

Приведенные данные иллюстрируют, таким образом, что наличие или отсутствие заинтересованности поиска может быть связано с породными различиями; среди собак, обладающих поиском (при работе по нашей методике), значительную разницу в степени его активности у особей различных пород обнаружить не удалось.

б) Острота обоняния

Как видно из данных, приведенных в табл. 4, наблюдается различие в остроте обоняния у исследованных нами пород собак. Наивысшими показателями по этому свойству обладают лайки и немецкие овчарки. Беспородные же собаки и гончие характеризуются более низкой остротой обоняния.

Таблица 4

Острота обоняния у собак различных пород

Порода	Пол	n	I		II		III		IV		Средние остроты обоняния по четырехбалльной системе
			Абсолютные	% от количества особей	Абсолютные	% от количества особей	Абсолютные	% от количества особей	Абсолютные	% от количества особей	
Лайки	♂♂	14	3	21,4	2	14,2	5	35,7	4	28,5	2,71 ± 0,30
Нем. овчарки	♂♂	36	8	22,2	11	30,5	7	19,4	10	27,7	2,53 ± 0,17
Беспородные	♂♂	81	35	42,2	21	25,9	15	18,5	10	12,3	2,00 ± 0,12
Гончие	♂♂	7	5	71,4	2	28,5	—	—	—	—	1,29 ± 0,19
Нем. овчарки	♀♀	21	6	28,5	6	28,5	6	28,5	3	14,2	2,29 ± 0,23
Беспородные	♀♀	8	7	87,5	1	12,5	—	—	—	—	1,12 ± 0,12

В I группу отнесены собаки, не пронюхивающие 9 прослоек ревентука, во II группу — собаки, не пронюхивающие 10 прослоек, в III группу — не пронюхивающие 11 прослоек, в IV группу — собаки, пронюхивающие 11 прослоек ревентука.

Из всего сказанного следует вывод, что при отборе по тем видам специальных служб, которые требуют от собак активного поиска и высокой чувствительности обоняния — хорошего чутья, необходимо в первую очередь использовать немецких овчарок, как собак, обладающих наибольшей остротой обоняния и относительно низким процентом собак с плохим поиском. Использование лаек ограничивается по сравнению с немецкими овчарками более высоким процентом особей, обнаруживших отсутствие заинтересованности в поиске. Беспородные же собаки и гончие должны, несомненно, использоваться в последнюю очередь или после преварительного отбора.

VII. Различия в остроте обоняния между ♂♂ и ♀♀

В собаководстве вопрос об отличии в остроте обоняния между ♂♂ и ♀♀ приобретает практический интерес ввиду необходимости отбора собак с лучшим чутьем. Данные табл. 5 показывают, что у немецких овчарок статистически достоверную разницу в остроте обоняния между ♂♂ и ♀♀ обнаружить не удалось; у беспородных же собак такая разница имеет место — у них кобели оказались с лучшим чутьем.

Хотя у немецких овчарок статистически достоверной разницы по остроте обоняния не обнаружено, однако необходимо заметить, что у них процент собак, обладающих лучшим обонянием (группа IV), у ♂♂ значительно выше, чем у ♀♀.

Это подтверждается данными, полученными при обработке отчетов полевых испытаний легавых собак за последние 25 лет.

Анализ материала показывает, что острота обоняния у ♂♂ пойнтеров в среднем статистически достоверно не превышает таковую у ♀♀.

$$\left.\begin{array}{l} M\ ♂♂ = 15{,}50 \pm 0{,}26;\ n = 143 \\ M\ ♀♀ = 15{,}18 \pm 0{,}25;\ n = 112 \end{array}\right\} M_{diff} = 0{,}32 \pm 0{,}36$$

Таблица 5

Острота обоняния у ♂♂ и ♀♀

Порода	Пол	n	I: Абсолютные	I: % от колич. особей	II: Абсолютные	II: % от колич. особей	III: Абсолютные	III: % от колич. особей	IV: Абсолютные	IV: % от колич. особей	Средние остроты обоняния по четырехбалльной системе
Нем. овчарки . . .	♀♀	21	6	28,5	6	28,5	6	28,5	3	14,2	2,29 ± 0,23
» » . . .	♂♂	36	8	22,2	11	30,5	7	19,5	10	27,7	2,53 ± 0,17
Беспородные	♀♀	8	7	87,5	1	[illegible],5	—	—	—	—	1,12 ± 0,12
»	♂♂	81	35	42,2	21	25,9	15	18,5	10	12,3	2,00 ± 0,12

В I группу отнесены собаки, не пронюхивающие 9 прослоек ревентука, во II группу — собаки, не пронюхивающие 10 прослоек, в III группу — не пронюхивающие 11 прослоек, в IV группу — собаки, пронюхивающие 11 прослоек ревентука.

M_{diff} (нем. овчарки ♂♂ — нем. овчарки ♀♀) = 0,24 ± 0,28

M_{diff} (беспородные ♂♂ — беспородные ♀♀) = 0,88 ± 0,14

Однако среди ♂♂ имеется несколько больший процент особей, получивших высшие оценки по обонянию (табл. 6).

Таблица 6

Колич. особей	Пол	Оценка в баллах: 9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
143	♂♂	2,10	3,50	3,50	5,60	5,60	10,49	7,69	27,97	6,30	22,38	2,10	1,45	0,70	0,70
112	♀♀	5,30	4,46	4,46	2,68	2,68	8,93	8,04	31,25	13,39	18,75	—	—	—	—

Из всего сказанного следует, что хотя у немецких овчарок и пойнтеров статистически достоверную разницу между ♂♂ и ♀♀ установить не удалось, однако, ввиду того что и в этих породах ♂♂ имеют более высокие показатели чутья, законно предположение, что ♂♂ обладают вообще лучшим чутьем, чем ♀♀.

VIII. Влияние тренировки на остроту обоняния

В биологической литературе имеются указания на то, что тренировка обоняния приводит к развитию последнего.

Обучение охотничьих собак имеет одной из своих целей приучить собаку отыскивать определенный запах, а именно запах дичи, который благодаря тренировке улавливается гораздо увереннее, чем до начала обучения.

У Шестакова есть указания на то, что при отсутствии упражнения чутье охотничьих собак портится. Это очевидно происходит из-за повышения порога восприятия ранее хорошо знакомого запаха дичи.

Языков, проводивший исследования по вопросу о существовании индивидуального запаха, показывает, что собака после упражнения находит нужную палочку с большей легкостью, чем до тренировки.

Ушаков провел специальное исследование на людях по выяснению влияния тренировки на тонкость восприятия определенного запаха. Он показал, что острота обоняния при ежедневных упражнениях постепенно возрастает, достигая на 12—13-й день после начала опыта какого-то характерного для каждого субъекта уровня.

Веденов показывает, что количество ошибок при определении запаха в результате тренировки уменьшается.

Представлялось важным выяснить с помощью разработанной методики влияние тренировки обонятельного аппарата собак на тонкость распознавания определенного запаха. Для этого у группы в 9 собак в течение ряда дней определялось чутье. Каждый раз в начале опыта ставился фильтр с одной прослойкой ревентука, заменявшийся возрастающим рядом фильтров. Через каждый фильтр собаке предлагалось найти мясо три раза.

Данные, приведенные в табл. 7, показывают, что в первые дни опыта показатель наибольшего числа прослоек, через которые собака пронюхивает запах лакомства, возрастает, достигая через несколько дней какого-то характерного для каждой данной собаки уровня.

Таблица 7

Влияние тренировки на остроту обоняния

Кличка	Порода	Лакомство	1-й день	4-й день	8-й день	11-й день	15-й день	19-й день	24-й день
Джек	Нем. овчарка	Рыбий жир	1	0	2	3	3	3	—
Трезор	» »	»	1	0	2	1	2	2	—
Дина	» »	»	1	1	1	2	5	5	6
Арна	» »	»	0	0	1	1	1	—	—
Турель	Эрдель-терьер	»	1	2	2	2	—	—	—
Рита	»	»	0	0	—	1	1	1	—
Облом	Метис сетера	Китовое мясо	5	6	—	8	8	8	—
Гонец	Гончая	Китовое мясо	3	5	7	7	7	—	—
Громик	»	Китовое мясо	5	7	—	7	7	—	—

Примечание. Цифры показывают наибольшее число взятых собакой прослоек ревентука.

Данные, приведенные в табл. 7, дают нам возможность подтвердить выводы вышецитированных авторов о том, что тренировка на определенный запах действительно приводит к тому, что порог его восприятия понижается, т. е. что данный запах улавливается уже в гораздо меньших концентрациях, чем до знакомства с ним.

Этот вывод должен еще раз подчеркнуть большое значение тренировки как охотничьей, так и служебной собаки для полного развития чувствительности ее обонятельного аппарата.

IX. Выводы

1. В настоящей работе описан доступный метод, позволяющий объективно оценивать чутье собак.

2. Существует прямая функциональная зависимость между активностью поиска собаки и остротой ее обоняния.

3. Статистически достоверную разницу в активности поиска среди исследованных пород собак обнаружить не удалось.

4. Среди собак различных пород имеется различный процент особей с наличием и отсутствием поиска (при работе по нашей методике).

5. Наблюдается заметное породное различие в остроте обоняния. Наилучшим обонянием среди исследованных пород обладают лайки и немецкие овчарки.

6. ♂♂ обладают, очевидно, несколько более высокой остротой обоняния, чем ♀♀

7. Тренировка обонятельного аппарата собаки на определенный запах понижает порог его восприятия.

8. Разработанная методика может быть использована при отборе собак, поступающих в дрессировку по службам, использующим чутье собаки. Проведенная работа показала наличие корреляционной зависимости между оценкой чутья по разработанной методике и результатом оценки работы собак при дрессировке их по специальному виду розыскной службы.

Литература

1. Агеева-Майкова, Вестн. сов. ото-рино-ларингологии, № 3, М., 1937.— 2. Андреев и др., Руководство по подготовке специалистов служебного собаководства, ч. 1, М., 1939.— 3. Бернштейн (цит. по Агеевой-Майковой).— 4. Веденов А. В., Исследования по проблеме чувствительности, т. XIII, Л., 1940.— 5. Германн А., Руководство по физиологии, т. III., ч. 2, СПб., 1888.— 6. Гернгросс Р., Собаководство и дрессировка, № 3—4, 1926.— 7. Грюнер В. С., Органолептическая оценка пищевых продуктов, М., 1933.— 8. Каталог V очередной выставки собак, Л., 1935.— 9. Каталог VII Обл. моск. выставки спортивных охотничьих собак, М., 1937.— 10. Каталог VII выставки собак, Л., 1937.— 11. Каталог XI Моск. выставки охотничьих собак, М., 1941.— 12. Кац В. Л., Журн. ушн., нос и горл. болезней, т. XIV, кн. 3, 1937.— 13. Киселевский, Военно-мед. журн., т. II, вып. 3, М.— Л., 1931.— 14. Отчеты судей 1 и 2-го Всесоюзных полевых испытаний легавых собак, М., 1926.— 15. Полвека работы с легавой собакой, Л., 1938.— 16. Романовский А. Д., Военно-мед. журн., т. II, вып. 1, М.— Л., 1931.— 17. Сб. ДОКС МСМ XXV, Ростов н/Д.— 18. Ушаков А., Вестн. сов. ото-рино-ларингологии, № 4, 1932.— 19. Ушаков А., Военно-санит. дело, т. 1, 1940.— 20. Шестаков, Собаководство, № 4—5, 1930.— 21. Elsberg a. Lewy, Bull. Neurol. Institute. New York, vol. IX, 1935.— 22. Friederichs, Der Polizeihund, Leipzig, 1921.— 23. Zwaardemaker H., Der Geruch, Leipzig, 1895.

NEW DATA ON THE SCENT IN DOGS

L. V. KRUSHINSKY, A. V. CHUVAEV and N. J. VOLKIND

Laboratory of Dynamics of Development of Organism of the State University of Moscow, Prof. M. M. Zavadowsky in charge

Summary

(1) A simple method for testing the scent in dogs is being described.

(2) There is a direct functional relation between the activity in game pursuit and the acutness of scent.

(3) The dog races which were investigated show no statistically proved difference in their activity in pursuit.

(4) The percentage of dogs with the presence and absence of the pursuit ability measured by means of our methods is different among different races of dogs.

(5) There is a definite racial difference in the acutness of smell. The best sense of smell have the Laika-dogs and German sheep-dogs.

(6) The males have evidently a better acutness of smell than females.

(7) The training of olfactory apparatus of the dog upon a definite kind of odour lowers the threshold of its reception.

(8) This method may be applied in selecting dogs for training them for special services which make use of the scent. A presence of correlation between tests according to our method and tests of dog's ability in training them for a special kind of retrieval service was observed.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXV 1946 ВЫП. 4

РЕЦЕНЗИИ

А. Я. БАЗИКАЛОВА, АМФИПОДЫ ОЗЕРА БАЙКАЛ, Труды Байкальской лимнологической станции, т. XI, 1945, стр. 1—440.

Богатство видами бокоплавов может считаться одной из наиболее удивительных особенностей замечательной фауны оз. Байкал. Это — единственный внутренний водоем, в котором за сравнительно короткий промежуток времени произошла столь многообразная и разносторонняя родовая и видовая дифференциация группы: в Байкале зарегистрировано 37 родов, 230 видов и 15 разновидностей бокоплавов, т. е. около 37% родов и 31% видов от всех известных гаммарид. Следовательно, около $^1/_3$ всей мировой фауны гаммарид сосредоточено на ничтожном участке земной поверхности.

Отсюда ясно, насколько интересно изучение байкальских бокоплавов с самых различных точек зрения. Внимательный анализ этого материала может подвести исследователя вплотную к основным проблемам теории эволюции: бурный процесс видообразования происходит почти на наших глазах, представляется возможным проследить за расхождением по экологическим нишам форм, стоящих на самых различных ступенях родства друг к другу, установить разнообразные направления их адаптации и т. д. С другой стороны, разрешение вопроса о происхождении самобытной байкальской фауны — одного из наиболее сложных вопросов зоогеографии — в значительной степени упирается в необходимость установить родственные отношения гаммарид.

Все эти проблемы можно ставить и разрешать только после основательного изучения систематики байкальских бокоплавов.

Между тем до сих пор такая работа в полном объеме и на должном уровне не была проделана. Исследования Б. Дыбовского (1874—1876) и В. Гаряева (1901), большая монография В. Совинского (1915), работы В. Дорогостайского (1916—1936) касаются только отдельных сторон проблемы и лишь рецензируемая работа впервые дает цельное представление о всей фауне гаммарид Байкала и их родственных отношениях.

Монография А. Я. Базикаловой состоит из короткого вступления, в котором излагается история исследования группы (стр. 7—13), систематической части, заключающей диагнозы и определительные таблицы всех родов, видов и варьететов байкальских гаммарид (стр. 14—294), и общей части, посвященной распространению гаммарид в Байкале и его бассейне, выяснению родственных отношений между разными группами гаммарид в пределах Байкала и, наконец, проблеме их происхождения (стр. 295—375).

В систематической части, помимо диагнозов всех известных до сих пор родов, видов и варьететов, основанных в большинстве случаев на исследовании коллекционного материала, а не на литературных данных, приводится описание 8 новых родов, 51 нового вида и 50 новых варьететов. Автор произвел фундаментальную ревизию существовавшей до сих пор системы байкальских гаммарид. Базируясь на комплексе признаков, а не на каком-либо одном из них (как это делал В. Совинский), А. Я. Базикалова выделяет несколько новых родов, разделяет многие старые роды и переводит значительное количество видов из одних родов в другие. В качестве одного из весьма существенных результатов этой ревизии следует назвать установленный автором почти стопроцентный эндемизм родов байкальских гаммарид: из 37 родов только один (Pallasea) представлен вне Байкала и его бассейна.

В. Совинский и Стеббинг насчитывали четыре таких рода, что дезориентировало исследователей происхождения байкальской фауны.

Первый отдел общей части посвящен горизонтальному распределению гаммарид. Автор производит зоогеографическое деление Байкала, причем пытается разграничить различия в фауне, обусловленные историческими причинами, от различий, объясняемых современными экологическими факторами. Три глубинных впадины озера несколько отличаются друг от друга по составу фауны гаммарид, несмотря на совершенно одинаковые условия, господствующие в них глубже 300 м, что ставится в связь с разновременным образованием этих впадин. На этом основании различаются три основных провинции: южная, средняя и северная.

В следующем разделе разбирается вертикальное распределение гаммарид. Автор предлагает делить Байкал на 5 зон: литоральную (0—5 м), сублиторальную (5—70—150 м), переходную (70—150—300 м), глубинную (300—500 м) и абиссальную (глубже 500 м). Каждая из них характеризуется определенным набором форм. Наибольшее внимание уделяется населению двух последних зон, поскольку настоящая глубоководная фауна из всех пресноводных водоемов свойственна только Байкалу. Многим видам из глубинной зоны присущи специфические морфологические признаки: сравнительно крупные размеры, узкое тело, длинные конечности, депигментированные глаза и тело. Однако среди эндемичных абиссальных видов большинство лишено

этих особенностей, и автор трактует их как потомков древних мелководных форм, сохранившихся только на больших глубинах. Несколько таких форм имеется и в глубинной зоне: что же касается основной массы гаммарид характерного глубоководного облика, населяющих глубинную зону, то они генетически связаны с современными мелководными видами и обособились от последних в сравнительно недавнее время (конец третичного, начало четвертичного времени), когда происходило образование глубоководных впадин.

Рассматривая далее историю развития гаммарид в пределах Байкала, Базикалова, вслед за Шпандлем, пытается выделить несколько древних исходных родов, последующая дифференциация которых привела к многообразию современной фауны байкальских гаммарид. Сравнение морфологических признаков с привлечением данных серологического анализа позволяет наметить 5 групп таких центральных родов. Анализ литературных сведений по ископаемым гаммаридам и по древней фауне подземных вод приводит автора к выводам о давнем обособлении двух основных морфологических типов гаммарид — хищного и компактного (понтогаммарного), несводимом к различию в их современной экологии (А. Мартынов).

Наконец, последний раздел содержит обсуждение сложного вопроса о происхождении байкальских гаммарид.

Сравнение фауны Байкала и других водоемов позволяет утверждать, что наибольшее количество родственных байкальским форм обитает в Понто-Каспийском бассейне. Есть несколько таких видов и на Балканском полуострове. Кроме того, наблюдается родство байкальских родов, группирующихся вокруг рода Eulimnogammarus, с широко распространенным родом Gammarus, в частности с его морским подродом Marinogammarus, и, наконец, родство байкальских видов Pallasea с северной, широко распространенной P. quadrispinosa. Выяснившаяся близость понто-каспийских и байкальских гаммарид, соответствующая родственным связям других групп (губки, ресничные черви, моллюски, полихеты), заставляет А. Я. Базикалову допускать существование «...неизвестного нам водоема — деривата моря,— постепенно опреснявшегося и содержавшего богатую фауну амфипод, в состав которой входили предки современных байкальских и каспийских родов и ныне широко распространенного рода Gammarus».

Из этого краткого обзора видно, насколько широк круг вопросов, затронутых в рецензируемой книге, и какая большая и полезная работа проделана ее автором.

Однако эта работа не лишена некоторых недочетов. Основной из них — крайняя скудость сообщаемых в монографии биологических данных. Совершенно ничего не говорится о размножении, плодовитости, росте, возрасте, т. е. вообще о жизненном цикле. Миграции описаны только для одного вида (Macrochectopus branickii). Такой кардинальный вопрос, как пищевые связи, остается также почти неосвещенным. В общей части имеются указания на существование хищных, илоядных и трупоядных форм, но какие виды составляют эти группы — не сообщается. Отсутствует раздел о выедании гаммарид рыбами и вообще об их врагах. Между тем для выяснения причин дифференциации гаммарид в Байкале соответствующий материал может оказаться весьма важным, особенно в свете работ Уортингтона (1940), указавшего на бурное видообразование рыб в тех африканских озерах, где нет активных хищников. Имеющиеся в работе скупые экологические данные по каждому виду (распространение по глубинам и грунтам) следовало бы обработать статистически, как это сделано А. А. Шорыгиным для иглокожих Баренцова и Белого морей. Это позволило бы дать более полную и четкую характеристику.

Вряд ли можно сомневаться в том, что биология байкальских гаммарид не менее оригинальна, чем их морфология, но, к сожалению, в этом отношении рецензируемая работа почти ничего не дает.

В систематической части монографии несколько смущает употребляемая автором терминология. Во всех русских карцинологических работах рострум и тельзон принято писать по-русски, а не по-латыни, как делает автор; урозома, метазома и пр. считаются словами женского, а не мужского рода; вряд ли правильно говорить о форме «subchelae», поскольку речь идет о форме только одного членика (метакарпуса-проподуса-ладони), а не двух, составляющих подклешню.

Литература использована с достаточной полнотой, но имеются все же некоторые досадные пропуски. Так, не приведено и не обсуждено мнение Шелленберга (1936) о родстве байкальского рода Hyalellopsis с подземными родами группы Crangonyx, его же (1940) обоснование разделения каспийских и байкальских Axelboeckia на разные роды и наименование и диагноз байкальского рода Boeckaxelia, описание Державина (1941) новых ископаемых бокоплавов и некоторые другие. За счет пропуска соответствующей литературы следует относить ошибочное определение бокоплава из прибайкальских озер как Gammarus pulex. На самом деле это G. lacustris.

Все эти, а также более мелкие, не отмеченные нами, недочеты не умаляют больших положительных качеств рецензируемой монографии. А. Я. Базикалова привела богатейшую фауну гаммарид Байкала в стройную систему, установила ее зоогеографическое положение и подготовила почву для дальнейших работ и обобщений.

Я. Бирштейн

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Ответственный редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подписано к печати 5.VIII 1946 г. А10305 Печ. л. 6.
Уч.-изд. л. 10. Тираж 3000 экз. Зак. 688. Цена 9 руб.

2-я типография Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 9 руб.

НА СКЛАДЕ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА» ИМЕЮТСЯ СЛЕДУЮЩИЕ НОМЕРА ЖУРНАЛОВ ЗА ПРОШЛЫЕ ГОДЫ:

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР, СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1943 г., № 6. Ц. 9 р. экз.
1944 г., № 2, 3, 4, 5. Ц. 9 р. экз.
1945 г., № 1, 2, 3, 4, 5. Ц. 9 р. экз.

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

1941 г., т. 2, № 3. Ц. 8 р. экз.
1943 г., т. 4, № 4, 5 и 6. Ц. 8 р. экз.
1944 г., т. 5, № 2 и 6. Цена 8 р. экз.
1945 г., т. 6, № 1, 2, 3, 4. Ц. 8 р. экз.

УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

1945 г., т. 19, № 2. Ц. 8 р. экз.
1945 г., т. 20, № 1, 2. Ц. 8 р. экз.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1941 г., т. 26, № 2—3. Ц. 12 р. экз.
1942 г., т. 27, № 5. Ц. 6 р. экз.
1944 г., т. 28, № 5. Ц. 6 р. экз.
1945 г., т. 29, № 3, 4, 5 и 6. Ц. 6 р. экз.

СОВЕТСКАЯ БОТАНИКА

1941 г., № 3, 4. Ц. 8 р. экз.
1941 г., № 5—6. Ц. 16 р. экз.
1943 г., № 3. Ц. 8 р. экз.
1945 г., № 3. Ц. 8 р. экз.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1941 г., т. 20, № 3. Ц. 8 р. экз.
1941 г., т. 20, № 4—5. Ц. 16 р. экз.
1943 г., т. 22, № 5 и 6. Ц. 8 р. экз.
1944 г., т. 23, № 4, 5 и 6. Ц. 8 р. экз.
1945 г., т. 24, № 1, 3, 4, 5, 6. Ц. 8 р. экз.

МИКРОБИОЛОГИЯ

1941 г., т. 10, № 6. Ц. 8 р. экз.
1944 г., т. 13, № 1, 4, 5. Ц. 8 р. экз.
1944 г., т. 13, № 2—3. Ц. 16 р. экз.
1945 г., т. 14, № 1, 2, 3, 4, 5 и 6. Ц. 8 р. экз.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ им. СЕЧЕНОВА

1945 г., т. 31, № 1—2. Ц. 8 р. экз.
1945 г., т. 31, № 3—4. Ц. 8 р. экз.
1945 г., т. 31, № 5—6. Ц. 8 р. экз.

Журналы иногородним заказчикам высылаются наложенным платежом.

Заказы направлять по адресу: Москва, Б. Черкасский пер., д. 2/10, конторе «АКАДЕМКНИГА».

Журналы можно получить также в магазинах «Академкнига» в Москве — ул. Горького, д. № 6, и в Ленинграде — Литейный пр., д. № 53а.